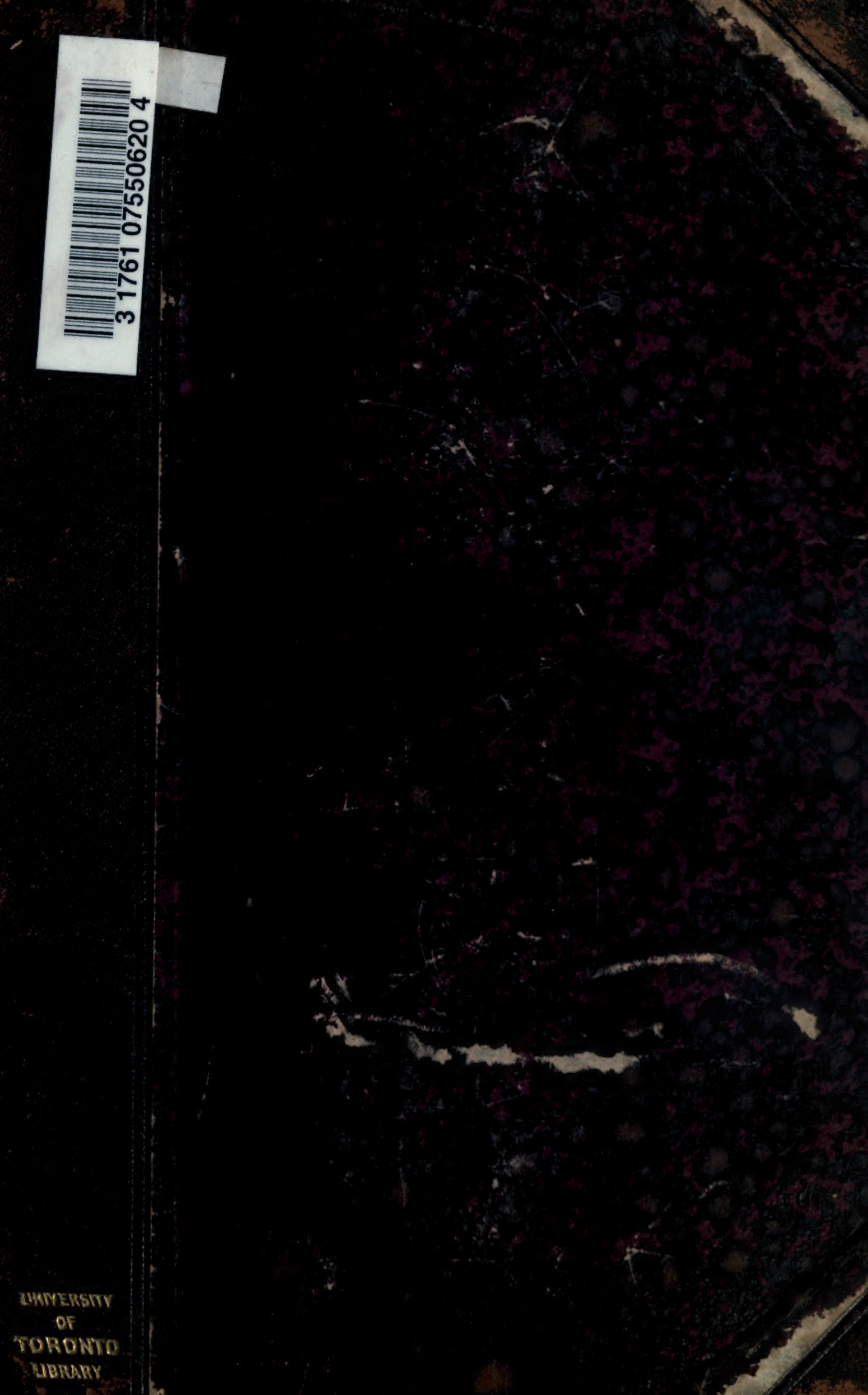

3 1761 07550620 4
UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

Histologische Beiträge

von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft VI.

Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1900.

Ueber

Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich.

Von

Eduard Strasburger,
o. ö. Professor an der Universität Bonn.

Mit vier lithographischen Tafeln.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1900.

Vorwort.

Das umfangreiche Material, welches diese Untersuchung zu bewältigen hatte, verzögerte ihre Veröffentlichung. Fortdauernd erschienen währenddem Arbeiten anderer Forscher, die es mir vergegenwärtigten, wie sehr die Fragen, deren Beantwortung ich anstrebte, an der Tagesordnung stehen. Manche Mühe hätte mir erspart bleiben können, wenn mir das Ergebniss der fremden Forschung stets rechtzeitig zu Hilfe gekommen wäre. Im Ganzen haben solche Veröffentlichungen aber meine Arbeit gefördert, mir auch wohl beruhigende Sicherheit gebracht, wo noch Zweifel bei mir fortbestanden. Bis zuletzt blieb ich bemüht, die einlaufende Litteratur in mein Manuscript aufzunehmen. Ich setzte das bis zum 3. August, dem Tage der Absendung meines Manuscriptes, fort. So hoffe ich, dass die vorliegende Arbeit den Stand der Aufgabe, der sie gewidmet ist, treffend wiedergiebt, und dass sie ihrerseits auch zu ihrer Förderung beitragen wird.

Inhaltsübersicht.

Seite

Seite

Die Veröffentlichungen der letzten Jahre beweisen, dass eine Verständigung über das Bestehen oder Nichtbestehen einer Reductionstheilung, weder im Thier- noch im Pflanzenreich, bis jetzt erreicht worden ist. So eingehend und sorgfältig ausgeführt die Untersuchungen im Einzelfalle auch sind, so beweiskräftig die an einem gegebenen Object gewonnenen Ergebnisse auch erscheinen, so werden sie doch durch Beobachtungen an anderen Objecten bald wieder in Frage gestellt und machen die Wiederaufnahme der Arbeit nothwendig. Daher ich vor bald zwei Jahren den Entschluss fasste, eine vergleichende Untersuchung der schwebenden Frage bei Pflanzen vorzunehmen und sie auf eine möglichst grosse Anzahl von Objecten auszudehnen. Der bedeutende Zeitaufwand, den die Herstellung der Präparate und ihr eingehendes Studium verursachte, machte schliesslich doch eine Einschränkung des Materials nothwendig; diese erschien aber auch zulässig, nachdem Ergebnisse gewonnen waren, die es gestatteten, selbst extreme Fälle unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen. Das Erscheinen der Belajeff'schen vorläufigen Mittheilung „Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns“[1]) veranlasste mich, im Besonderen auch die Pollenmutterzellen von Iris in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen; eine Nachprüfung des

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 27.

neuerdings von Guignard[1]) untersuchten Objects, der Pollenmutterzellen von Najas major, erschien mir hingegen nicht nöthig, da seine Angaben durchaus in den Rahmen meiner Beobachtungen passen.

Bereits nach völligem Abschluss meiner auf Pollen- und Sporenmutterzellen bezüglichen Untersuchungen, deren Veröffentlichung ich nur verzögerte, um auch meine mit der Centrosomen-Frage zusammenhängenden Beobachtungen über Schwärmsporen ihnen anschliessen zu können, erschien eine Abhandlung von V. Grégoire[2]) über „Les cinèses polliniques chez les Liliacées". Ich freue mich, dass meine Ergebnisse bei Lilium sich mit den seinigen meist bis in die Einzelheiten decken. Damit wäre doch wohl ein wichtiger Schritt zur vollen Verständigung auf diesem so widerspruchsvollen Gebiet gewonnen, das so viel mühevolle Arbeit schon veranlasst hat. Dass meine eigenen Bemühungen, deren Ergebniss in dieser Veröffentlichung niedergelegt ist, auch durch die inzwischen erschienenen Arbeiten von Guignard und Grégoire nicht überflüssig gemacht worden sind, das lehrt die Behandlung, welche dieser Gegenstand in dem soeben erschienenen Buche von Valentin Häcker, „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre", erfuhr. Der Verfasser hatte die Güte, mir das Buch zu senden, und es freut mich, dass ich vor Absendung meines Manuscripts noch Einblick in dasselbe gewinnen konnte. Aus der erschöpfenden und durchaus objectiven Behandlung, welche die Frage der Reductionstheilung in dem Häcker'schen Buche erfuhr, geht hervor,

---

1) Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major, Archives d'anatomie microscopique publiés par Balbiani et Ranvier, T. II, 1899, p. 455.

2) In der Revue „La Cellule", T. XVI, 1899, p. 235.

dass auch nach dem Erscheinen des Guignard'schen Aufsatzes der Gegenstand vom Verfasser nicht als erledigt angesehen wird und dass die Guignard'schen Befunde, nur als eine Angabe mehr, anderen Angaben, welche gegen die Reductionstheilungen sich entscheiden, gegenübergestellt werden. Das Häcker'sche Buch brachte mir damit die Bestätigung meiner Ansicht, dass nur eine vergleichende Untersuchung zahlreicher Fälle im Pflanzenreich es bewirken könne, dass sie mit entscheidend in die Wagschale fallen.

Das Material, das ich untersuchte, wurde vornehmlich mit stärkerer Flemming'scher Lösung fixirt. Gute Dienste leistete mir in manchen Fällen auch die Keiser'sche Sublimat-Eisessig-Lösung, die auf 300 g destillirtes Wasser 5 g Sublimat und 3 g Eisessig enthält[1]). Nach dem Erscheinen von Guignard's Abhandlung über kinetische Centren[2]) kam auch dessen Gemisch in Anwendung, bestehend aus 0,5 g Chromsäure, 0,5 g officinelles Eisenchlorid und 2 g Essigsäure auf 100 Theile Wasser. Die Schwierigkeiten, welche eine gute Fixirung der Pollenmutterzellen von Tradescantia verursachte, veranlassten mich, bei letzterer auch Versuche mit dem von Rabl[3]) empfohlenen Platinchlorid anzustellen. Dieses ergab hier auch thatsächlich für die Prophasen die schärfsten Bilder und zwar bei $^4/_5$ Proc. Platinchlorid auf 100 Theile Wasser. Die Lösung war etwas stärker als die von Rabl benutzte. Die Objecte blieben 24 Stunden in ihr, so wie es Rabl für seine

1) In der III. Aufl. meines bot. Practicum, 1897, p. 50, ist ein Druckfehler übersehen worden, indem es dort bei der Keiser'schen Lösung 50 g Sublimat, statt 5 g, heisst.

2) Les centres cinétiques chez les végétaux, Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 8, T. V, 1898, p. 177.

3) Ueber Zelltheilung, Morph. Jahrb., Bd. X, 1884, p. 216.

Lösung angiebt, und wurden dann so wie nach Fixirung in Chrom-Osmium-Essigsäure behandelt. In einzelnen Fällen wandte ich auch den Carnoy'schen Essigsäure-Alcohol[1]) an, der aus 1 Theil Eisessig und 3 Theilen absoluten Alcohols besteht. Endlich kam auch eine Mischung von Chrom- und Pikrinsäure zur Anwendung, die 10 Raumtheile gesättigte Pikrinsäure in Wasser, 25 Raumtheile einer 1-proc. Chromsäurelösung und 65 Raumtheile Wasser enthielt[2]). Von dieser hatten im hiesigen Institut angestellte Versuche ergeben, dass sie zwar nicht die Bestandtheile des Cytoplasma, wohl aber die karyokinetischen Figuren vielfach gut fixirt. In einzelnen Fällen wurde die altgewohnte Fixirung mit absolutem Alcohol zum Vergleiche herangezogen. Objecte, die in Osmiumsäure eine zu starke Schwärzung erfahren hatten, hellten wir vor ihrer Färbung, in bekannter Weise, mit Wasserstoffsuperoxyd auf. — Die meisten meiner Mikrotomschnitte hatten eine Dicke von fünf Tausendstel Millimeter aufzuweisen, doch wurden vielfach auch Schnittserien von zwei, ja selbst von ein Tausendstel Millimeter hergestellt. Die Färbung dieser Schnitte erfolgte vorwiegend nach dem im hiesigen Institut mannigfach ausprobirten Flemming'schen Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren, ausserdem mit dem Ehrlich-Biondi-Heidenhain'schen Farbengemisch, mit Säurefuchsin, Orange und Methylgrün, wobei das von Grübler und Hellborn bezogene Pulver diente, unter Beachtung der in den Grundzügen der mikroskopischen Technik für Zoologen und Ana-

---

1) La Cellule, T. III, 1887, p. 6 u. 276.

2) Fol'sche Lösung, Fol, Lehrbuch, p. 100. Von dem facultativen Zusatz von 0,005 Osmiumsäure sahen wir bei dieser Lösung ab.

tomen von A. B. Lee und Paul Mayer[1]) für Benutzung dieses Farbengemisches zusammengestellten und ertheilten Rathschläge. Dabei stellte es sich von Neuem heraus, dass die Anwendung des Ehrlich-Biondi-Heidenhain-schen Gemisches auch bei pflanzlichen Objecten ganz besondere Vorsichtsmaassregeln erheischt und dass die Färbungen nicht immer gelingen. Vor Allem galt es für unsere Objecte, um gute Färbungseffecte zu erzielen, die Zeit der Einwirkung möglichst abzukürzen, unter Umständen auf Minuten, selbst auf Bruchtheile einer Minute. Leider erwiesen sich die so gewonnenen Färbungen als sehr wenig haltbar; wir hatten sie trotzdem nicht entbehren mögen, da sie oft die karyokinetischen Bilder mit verschiedener Farbe besonders schön differenzirten und so ihre Untersuchung erleichterten.

Ueber die Ursache der so ungleichen Wirkungsweise des Biondi'schen Farbengemisches bringt uns das soeben erschienene Buch von Alfred Fischer „Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma" sehr werthvolle Aufklärung[2]). Dieses Buch ist sicher berufen, eine wichtige Rolle in unserer mikroskopischen Farbentechnik zu spielen. Es belehrt uns an der Hand wohl durchdachter Versuche über die Färbung künstlich gefällter Eiweisskörper und zeigt in überzeugender Weise, dass in vielen Fällen unberechtigte Schlüsse auf die chemische Natur eines Bestandtheils des Protoplasten, auf Grund seiner Färbung gezogen worden sind. Jedenfalls werden die kritischen Bemerkungen Alfred Fischer's bei späteren Untersuchungen zu beherzigen und auch die positiven Rathschläge zu befolgen sein, unter denen bestimmte

1) l. c. 1898, p. 191.
2) Auf p. 119.

Färbungen vorzunehmen sind, um rationelle Erfolge zu sichern und berechtigte Schlussfolgerungen auf die chemische Natur der verschieden gefärbten Bestandtheile des protoplasmatischen Körpers zu gestatten. Dieser Erfolg der Fischer'schen Versuche ist um so höher anzuschlagen, als auch nach Fischer's Ansicht die mikrochemischen Untersuchungen der Bestandtheile des Protoplasten „noch nicht über den ersten Anfang hinausgekommen“ [1]) sind, und es daher wohl noch lange dauern wird, bis sie in unsere histologischen Arbeiten entscheidend eingreifen können. Auch hebt Fischer mit Recht hervor, dass es sich in den Elementen der Protoplasten vielfach um morphologische Begriffe handelt, welche der morphologischen Merkmale nicht entbehren können [2]), und dass manche dieser Elemente, wie das Chromatin, während des Zellenlebens ihre chemische Zusammensetzung fortwährend ändern [3]).

Es musste mir natürlich, bei dem Erscheinen des Fischer'schen Buches, von grösster Wichtigkeit sein, festzustellen, ob nicht einzelne Schlussfolgerungen meiner eben abgeschlossenen Arbeit durch seine Versuche in Frage gestellt werden. Der Hauptsache nach, glaube ich, dass dieses nicht der Fall ist. Zwar hat Alfred Fischer durch Fällung von Eiweisskörpern aus ihren Lösungen, sowohl in Gefässen als auch im Innern injicirter Holundermarkstücke, Gebilde erzielt, welche den als Protoplasmastructuren beschriebenen oft sehr ähnlich sehen, doch dürften die protoplasmatischen Gebilde, die den Hauptgegenstand dieser Arbeit bilden, dadurch in ihrer Zuverlässigkeit nur

---

1) l. c. p. 191.
2) l. c. p. 191.
3) l. c. p. 190.

wenig beeinflusst werden. Der Umstand, dass ich mit sehr verschiedenen Fixirungsmitteln die karyokinetischen Bilder bei einem und demselben Object sichtbar machte, dass ich mit den gleichen Fixirungsmitteln andere, wiederum unter sich übereinstimmende Bilder bei anderen Objecten erzielte, das Alles, verbunden mit einiger Erfahrung, die mir auf diesen Gebieten zur Seite steht, dürfte bis zu einem gewissen Maasse für die vorangeschickte Behauptung bürgen. Dass Spindelfasern oder Chromosomen an sich Artefacte seien, lässt sich heute nicht mehr annehmen und wird auch von Alfred Fischer nicht behauptet. Eine Frage der vergleichenden Untersuchung ist es aber, zu entscheiden, wie weit diese Spindelfasern oder Chromosomen durch ein bestimmtes Fixirungsmittel deformirt worden sind. An der Realität bestimmter Theilungsbilder ist nicht zu zweifeln, wenn man sie mit Constanz wiederkehren sieht, wenn man ihnen andererseits in ganz abweichender Form, doch wiederum mit zäher Uebereinstimmung, an anderen Objecten begegnet. Sicher können es doch nicht Wirkungen von Fällungen sein, die uns die Kerntheilungen bei den Protozoen und niederen Gewächsen in ganz anderer Ausbildung als bei den höher organisirten Thieren und Pflanzen entgegenführen. Dass manche secundäre Erscheinung auch in diesen Bildern Wirkung der Reagentien ist, aber als besondere Structur beschrieben worden ist, ändert nichts an der Sachlage. Das giebt auch Alfred Fischer Alles zu, nur zieht er oft die Grenze anders, als wir sie ziehen würden, die wir uns eingehend mit cytologischen Studien abgegeben haben, und zwar zu Ungunsten unserer Anschauung. Das Fischer'sche Buch wird aber unter allen Umständen eine gute Wirkung auf unsere Fixirungs- und Färbungstechnik ausüben, da es eine schärfere Selbstkritik anregen muss.

Als Mangel an einer solchen Kritik wird man es mir, so hoffe ich, nicht anrechnen wollen, wenn ich auch in dieser Arbeit an dem Bilde festhalte, das ich mir vom Bau des Cytoplasma gemacht habe. Doch gebe ich gern zu, dass gerade in diesem Punkte die Grenze zwischen vorgebildeter Structur und Artefact besonders schwer zu ziehen ist. In dem Cytoplasma werden ganz besonders Fällungen aus vorhandenen Eiweisslösungen eine Rolle spielen und oft Gerinnungsbilder liefern, die kaum von den vorgebildeten Structuren zu unterscheiden sind. Viele hergebrachte Protoplasmabilder sind sicher durch Fällungsproducte beeinflusst worden. Dass ich trotzdem die Kinoplasmastrahlungen und unter Umständen auch Centrosomen für wirklich vorgebildete Dinge halte, geht aus Beobachtungen hervor, bei welchen ich sie constant, in bestimmter Ausbildung, auf bestimmtem Entwicklungszustande stets wiederfinde. Meine cytoplasmatischen Structurbilder stützen sich vornehmlich auf Protoplasten, die in karyokinetischer Thätigkeit begriffen sind. Da möchte ich nun behaupten, dass in solchem Protoplasma der grösste Theil des Cytoplasma organisirt ist, dadurch eine grössere Cohäsion erreicht und wesentlich günstigere Erfolge für Fixirungen bietet. Bei den in karyokinetischer Thätigkeit befindlichen Protoplasten ist es auch um eine entsprechende Vertheilung der cytoplasmatischen Elemente auf die Theilungsproducte zu thun und nimmt dann festeres Gefüge auch das an, was zum Theil in flüssigem oder zäh-flüssigem Zustande zuvor ruhte. Ein Beispiel hierfür können die Verbindungsfäden in den sich theilenden pflanzlichen Zellen abgeben. Ich glaube mit Sicherheit auch behaupten zu können, dass in den in reger Theilungsthätigkeit befindlichen Zellen embryonaler Gewebe die Cohäsion des Cytoplasma überhaupt grösser ist, als in

den fertigen Geweben, wie denn auch in diesen stärkere Protoplasmaströmungen, so weit diese dem Objecte zukommen, sich einstellen. Die Cohäsion im Cytoplasma dürfte im Allgemeinen in dem Maasse abnehmen, als der Cytoplast aus der formativen Thätigkeit heraustritt und in die ernährungsphysiologische übergeht. Danach wird aber auch der Erfolg der Fixirungen ein verschiedener sein. Je mehr gelöste, nicht organisirte Bestandtheile das Cytoplasma enthält, um so mehr Fällungen, die in die Kategorie der von Fischer aus Eiweisslösungen gewonnenen gehören und das wirkliche Structurbild trüben müssen. Unter allen Umständen wird uns aber ein endgiltiger Einblick in die Structur des Cytoplasma länger, als in diejenige des Zellkerns, deren Hauptelemente ganz allgemein grössere Consistenz besitzen, verschlossen bleiben. Jeder, welcher mit fixirten Protoplasten gearbeitet hat, weiss, wie viel leichter es ist, übereinstimmende Structurbilder vom Zellkern, als vom Cytoplasma, zu erhalten, und wie bei Anwendung verschiedener Fixirungsmittel das karyokinetische Bild oft nur wenig wechselt, während das cytoplasmatische gleichzeitig starken Schwankungen unterworfen ist.

Ich habe an verschiedenen Stellen dieser Arbeit Bemerkungen eingeschaltet, um im Einzelnen noch Stellung zu dem Fischer'schen Buche zu nehmen. Bei der einschneidenden Bedeutung desselben schien mir das geboten, wenn auch meine Bemerkungen erst im letzten Augenblicke vor Absendung des Manuscriptes niedergeschrieben werden konnten.

Hier sei aber noch hervorgehoben, dass wohl auch nach dem Erscheinen des Fischer'schen Buches die von den Histologen als bewährt erkannten Fixirungsmittel weiter zur Anwendung kommen werden. Doch dürfte unsere Färbungs-

technik in dem Fischer'schen Sinne zum Theil modificirt werden und eine rationelle Erweiterung erfahren. Zu unseren beliebtesten Fixirungsmitteln gehören gerade jene, von welchen Fischer angiebt[1]), dass sie besonders geeignet seien, „Artefacte aller Art, granuläre und gerinnselgerüstige, zu erzeugen", weil sie nicht nur, einzelne vereinzelte Ausnahmen abgerechnet, Albumine, Globuline, Nucleinkörper und Hämoglobin, sondern auch die Albumosen, einige Mittel sogar auch das Pepton unlöslich fällen. Doch das macht uns gerade diese Fixirungsmittel werthvoll, dass sie bei beliebiger Reaction Eiweisskörper in eine in Wasser unlösliche Verbindung überführen. Deshalb ziehen wir sie anderen Fixirungen vor, die nur einen Theil der im Kern und im Cytoplasma vorhandenen Eiweisskörper fällen, oder sie fällen in einer zum Theil in Wasser löslichen Form[2]). Denn eine Unlöslichkeit der Producte wird von unserer Färbetechnik und den damit verbundenen Manipulationen verlangt. Ich nehme an, dass auch in nächster Zeit unsere bewährten Fixirungsmittel zum weiteren Fortschritt unserer histologischen Kenntnisse beitragen werden, und dass man nicht vergessen wird, dass wir ihnen vor Allem die ungeahnten Fortschritte verdanken, welche die histologische Forschung in den letzten Decennien gemacht haben. Andererseits dürfte das Fischer'sche Buch es veranlassen, dass vielfach mehr Kritik als bisher an den Fixirungsbildern geübt und dass im Besonderen beim Studium des Cytoplasma mehr, als es in der letzten Zeit geschah, auf das Studium der lebenden Objecte geachtet werde.

---

1) l. c. p. 20.

2) Vergl. die Zusammenstellung von Fixirungsmitteln letzterer Art bei Fischer, l. c. p. 8.

Auf den richtigen Weg zur Lösung der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, brachte mich zunächst ein an sich wenig günstiges Object, das aber durchaus nicht in das Lilienschema passte, wie solches mir nach den letzten Untersuchungen des hiesigen Instituts vorschwebte. Das betreffende Object waren die Pollenmutterzellen von Tradescantia virginica. Sie veranlassten mich damit, auch auf die Untersuchung der Lilium-Pollenmutterzellen zurückzugehen und mit bestimmten Vorstellungen dort zu brechen, so sicher diese durch die übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher auch begründet schienen.

Da zeigte sich, dass ich seinerzeit bei der Untersuchung der Pollenmutterzellen von Larix eine durchaus richtige Vorstellung von dem Theilungsvorgang in den Pollenmutterzellen gewonnen hatte, als ich die Tochterchromosomen schon bei dem ersten Theilungsschritt, zu Beginn der Metaphasen, eine zweite Längsspaltung in Enkelchromosomen erfahren liess[1]). Die Umbiegungsdeutung, die dann für die Mutterchromosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium aufkam, und für welche Farmer, Miss Sargant und Mottier[2]) sich erklärten, bestimmte mich, meine ältere Auffassung zu Gunsten der neuen, allem Anschein nach wohlbegründeten, aufzugeben. Die Umbiegungsdeutung gestattete es in der That in ganz ungezwungener Weise, die V-förmige Gestalt der auseinanderweichenden Tochterchromosomen zu erklären, und wurde daher, als die directe Beobachtung für sie eintrat, so wahrscheinlich, dass ich mich

1) Karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, 1895, p. 186.

2) Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 184; dort die übrige Litteratur.

von ihrem Bann erst beim Studium von Tradescantia zu befreien vermochte.

Gewisse Beobachtungen an Tradescantia liessen sich mit der Umbiegungsdeutung durchaus nicht in Einklang bringen und führten mir ausserdem in so überzeugender Weise eine zweite Längsspaltung der Tochterchromosomen in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes vor, dass es galt, diesem Vorgang auch in den Pollenmutterzellen von Lilium von Neuem nachzuforschen. In meinen karyokinetischen Problemen[1]) gab ich richtig an, dass die Mutterchromosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium, nach frühzeitig vollzogener Längsspaltung und starker Verkürzung, mit einem ihrer Enden an der Spindel befestigt werden, um die Kernplatte zu bilden. Die beiden Längshälften jedes Mutterchromosoms seien mit einander mehr oder weniger vollständig verschmolzen, daher die ganzen Gebilde meist stäbchenförmig; nur längs der Kernspindel würden die beiden Längshälften jedes Mutterchromosoms etwas auseinandergezogen und ihnen auf diese Weise eine ⊣-förmige Gestalt ertheilt. Die beiden die Tochterchromosomen repräsentirenden Längshälften wären nach entgegengesetzten Polen der Spindel orientirt und wichen in der Metaphase polwärts auseinander, indem sie gleichzeitig eine zweite Längsspaltung erführen. Diese Längsspaltung erfolge rechtwinkelig zu der ersten, und da die neuen Längshälften äquatorwärts spreizen, polwärts, dort wo sie an den Spindelfasern befestigt sind, verbunden bleiben, so müssten sie die Gestalt je eines **V** erhalten. — Das ist, wenn auch nicht der volle Wortlaut, so doch dem Sinne nach der Inhalt meiner damaligen Mittheilung, und so auch hatte Farmer kurz zuvor eine

---

1 Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, p. 186.

Längsspaltung der Tochtersegmente in den Pollenmutterzellen von Lilium zu Beginn der Anaphasen der ersten Theilung angenommen[1]). Wir glaubten mit dieser Angabe auch an Belajeff anzuschliessen, doch hiergegen hat sich Belajeff dann entschieden erklärt und betont, dass er eine doppelte Längsspaltung in der geschilderten Weise niemals angenommen habe[2]). Da ich dann auch selbst die zweite Längsspaltung der Chromosomen in der Metaphase des ersten Theilungsschrittes der Pollenmutterzellen von Lilium aufgab und der Auffassung folgte, dass die V-förmige Gestalt der Tochterchromosomen auf einen Umbiegungsvorgang zurückzuführen sei, so würde ich hier diese ganze historische Entwicklung nicht berühren, zeigte sie nicht deutlich, mit welchen Schwierigkeiten die Forschung auf diesem Gebiete zu kämpfen hat. Heute kehre ich auf einem Umwege zu meiner Auffassung von 1895 zurück. Gerade jene Schwankungen, in die ich bei Deutung der Bilder in den Pollenmutterzellen von Lilium gerathen war, reiften in mir die Ueberzeugung, dass auch mit einer noch so genauen Untersuchung vereinzelter Objecte hier eine Lösung der Aufgabe nicht zu erreichen sei und nur vergleichende Untersuchungen zum Ziele führen könnten. Erst nachdem ich auf diesem Wege eine, wie ich wohl annehmen durfte, sichere Grundlage auch für die Beurtheilung von Lilium gewonnen hatte, trat ich an dieses Object von Neuem heran.

Eine sehr eingehende Untersuchung der Prophasen des ersten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen von

---

1) Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren etc., Flora, 1895, p. 33.

2) Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 346.

Lilium Martagon zeigte mir, dass gleich nach vollzogener Segmentirung des Kernfadens, die Längshälften der Chromosomen sich von einander zu trennen beginnen [1]. Das ist in den Figuren 1 bis 3, Taf. I, zu sehen, welche noch die auf einander folgenden Chromatinscheiben in den Tochtersegmenten aufweisen. Die Figuren 1 bis 14 führen uns die Verkürzung vor, welche weiterhin die Chromosomen erleiden, und thatsächlich lassen diese Figuren für die Möglichkeit eines Umbiegungsvorganges, wie er in diesen Stadien geschildert wurde, keinen Raum. Vielmehr ist zu constatiren, dass die beiden bis zuletzt unterscheidbaren Längshälften eines jeden Chromosoms seinen ursprünglichen beiden Längshälften entsprechen. Die Art der Trennung, welche die Längshälften jedes Paares während ihrer Verkürzung erfahren, ist je nach den Einzelfällen verschieden. Vorhandene Torsionen erhöhen noch die Mannigfaltigkeit der Bilder. Es entstehen sowohl Schleifen, als auch **Y**-, **X**-förmige Figuren und auch Kreuze; besonders auffällig erscheinen die reifenförmigen Gebilde, wie sie Fig. 7, 8 und 9 uns vorführen. — Nach starker Verkürzung legen sich die beiden Tochterchromosomen jedes Paares meist ihrer ganzen Länge nach an einander (Fig. 10 bis 15), um die bekannten stäbchenförmigen Elemente zu erzeugen, wie sie in die Kernplatte eingereiht werden. Die Vorstellung einer vollzogenen Umbiegung wird im Besonderen durch solche Bilder wie Fig. 11 erweckt, welche einerseits mit freien Enden, andererseits mit einem continuirlichen Bogen abschliessen. Dass dieser Bogen

---

1) Ich beschränke hier meine Bilder auf die nothwendigsten, verweise im Uebrigen auf Mottier, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 171 ff. und Taf. III. Auch für sonstige Litteratur verweise ich auf Mottier.

aber in dem betreffenden Falle, ebenso wie bei den reifenförmigen Gebilden, die man auf früheren Stadien sieht, nur eine Verschmelzungsstelle darstellt, wird sicher durch die ganze ununterbrochene Reihe der von uns zusammengestellten Bilder erwiesen. Auch in Fig. 14 liegt demgemäss nur eine Verschmelzung der freien Enden der Tochterchromosomen, und zwar in diesem Falle beiderseitig, vor.

Auf manchen Entwicklungszuständen, so dem in Figur 3 und 4 dargestellten Stadium, habe ich, so wie es auch Ethel Sargant[1]) bereits angegeben hatte, die Andeutung von einer zweiten Längsspaltung an den Tochtersegmenten beobachtet. Ihre Chromatinkörner waren deutlich in zwei Längsreihen angeordnet, wie das bei Längsspaltung sonst üblich. Auf späteren Zuständen wurde, ebenso wie in Ethel Sargant's Präparaten, dieses Verhalten unkenntlich, was wohl mit einer zunehmenden Empfindlichkeit der Chromosomen den Fixirungsmitteln gegenüber, die sich in ihrer Neigung zu Verklumpungen auch kenntlich macht, zusammenhängt.

Das gewohnte Verhalten auf den nächstfolgenden Stadien ist, wie schon erwähnt wurde, ein solches, dass die Tochterchromosomen in stäbchenförmiger Gestalt in die Kernplatte eintreten. Sie werden an dem einen Ende von den Zugfasern erfasst und dort von ihnen in Richtung der Pole meist etwas auseinandergezogen. Die Seitenansicht der Elemente lässt bei guter Fixirung und Färbung meist ihre Zusammensetzung aus den beiden Längshälften erkennen (Fig. 16); in der Polansicht hingegen ist eine Linie, welche

1) The Formation of the Sexual Nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis, Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 461. Taf. XXIII, Fig. 18, 19 a; II. Spermatogenesis, Ann. of Bot., Vol. XI, 1897, p. 202, Taf. X, Fig. 9 a.

auf die zweite Längsspaltung hindeuten könnte, nur ganz ausnahmsweise bemerkbar und bleibt auch dann meist nur auf ganz kurze Continuitätsunterbrechungen beschränkt (Fig. 17 a, b). Es ist klar, dass, wenn an den Kernplattenelementen von Lilium eine U-förmige Umbiegung sich vollzogen hätte, dieser eine vollständige Verschmelzung der beiden Schenkel des U gefolgt sein müsste, um solche Bilder zu ergeben. Auffallend wäre auch der Umstand, dass aus dieser Umbiegung stets genau gleich lange Schenkel hervorgegangen wären. Diese Bedenken hielten mich vor Jahren ab, eine derartige Umbiegung an den Mutterchromosomen von Lilium anzunehmen, um aus ihr die V-förmige Gestalt der auseinanderweichenden Tochterchromosomen abzuleiten. Doch liess ich mich später durch die übereinstimmenden Angaben anderer Forscher für die Umbiegungsdeutung gewinnen.

Anders, als es im Obigen geschieht, deutet Belajeff in seiner letzten Veröffentlichung[1]) den Vorgang, der schliesslich zu der V-förmigen Gestalt der auseinanderweichenden Tochterchromosomen beim ersten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen führt. Belajeff ist nämlich der Ansicht, dass die Elemente der Kernplatte bei diesem Theilungsschritt aus zwei unter sich verbundenen Chromosomen bestehen. Auf diesem Wege soll auch die numerische Reduction der Chromosomen im Mutterkern der Pollenmutterzellen zu Stande kommen. Die Längsspaltung erfolgt auch nach Belajeff im Knäuelstadium. Die längsgespaltenen Chromosomen, zunächst in doppelter Zahl vorhanden, sollen sich dann paarweise zu V-, Y- und X-förmigen Figuren ver-

1) Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 31.

einigen und entsprechend gestaltete Kernplattenelemente liefern. Diese orientiren ihre Schenkel in der Aequatorialebene und ergeben durch Trennung der beiden Längshälften, aus denen diese Schenkel bestehen, entsprechend gestaltete Tochterchromosomen. Belajeff braucht also keine zweite Längsspaltung der Chromosomen in der Metaphase anzunehmen; die beiden Schenkel jedes Tochterchromosoms sind ihm die Längshälften je zweier zuvor vereinigter Mutterchromosomen. In den Pollenmutterzellen von Lilium fehlen für die Belajeff'sche Annahme die Anknüpfungspunkte, und auch in anderen Pollen- und Sporenmutterzellen lässt sich nachweisen, dass Belajeff für zwei sich mit einander vereinigende Mutterchromosomen die aus der Längsspaltung eines Mutterchromosoms hervorgegangenen Tochterchromosomen hielt. Sonst treffen seine Angaben im Wesentlichen zu, zeugen wie immer für seine grosse Beobachtungsgabe.

Die von mir dargestellten, lückenlos auf einander folgenden Stadien Fig. 1 bis 16, Taf. I, die, mit der Sonderung der beiden Längshälften eines Mutterchromosoms beginnend, bis zu den in die Kernplatte eingereihten Elementen lückenlos reichen, zeigen dies wohl in überzeugender Weise. Bei der Anwendung der Belajeff'schen Deutung auf die stäbchenförmigen Kernplattenelemente von Lilium müssten bei diesen die beiden zu je einem Element vereinigten, in der Aequatorialebene gelegenen Mutterchromosomen bis zur vollen Ununterscheidbarkeit mit einander verschmolzen sein und nur ihre meridional orientirten Längshälften sich unterscheiden lassen.

Es ist wiederholt beobachtet worden, dass die V-förmigen Tochterchromosomen von Lilium während ihres Auseinanderweichens nicht selten an der Vereinigungsstelle ihrer beiden Schenkel eine Durchbrechung erfahren. Belajeff glaubte

diesen Umstand für seine Auffassung verwerthen zu können. Doch ist es klar, dass eine solche Trennung der Schenkel ebenso auch wird erfolgen können, wenn die V-förmigen Tochterchromosomen einer zweiten Längsspaltung ihre beiden Schenkel verdanken. Die meist bestehen bleibende Vereinigung der beiden Schenkel in den V-förmigen Figuren würde somit nur auf einer unterbliebenen Trennung der Längshälften an der Insertionsstelle der Zugfasern beruhen.

Mit Freuden habe ich die ganz kürzlich erschienene Arbeit von Guignard begrüsst, welcher zu denselben Ansichten, wie sie hier vertreten sind, für die Pollenmutterzellen von Najas major gelangte[1]). Nach der Längsspaltung des Kernfadens beobachtet Guignard seine Quersegmentirung. Dann ist eine deutliche Trennung der Längshälften zu constatiren. Eine Umbiegung zur Bildung doppelt zusammengesetzter Elemente stellt Guignard in Abrede und weist auch auf die Schwierigkeiten hin, welche aus der gleichen Länge der beiden Chromosomhälften für die Umbiegungsannahme erwachsen. Guignard will in den Längshälften der Chromosomen zeitweise an einzelnen Stellen auch die Andeutung einer zweiten Längsspaltung beobachtet haben. Sie gab sich auch an diesem Object in einer weiterhin schwindenden Verdoppelung der Granulationen zu erkennen[2]). Die Elemente der Kernplatte sind stäbchenförmig, nach Guignard aus vier mit einander verschmolzenen Stäbchen gebildet. Beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen werden die beiden Längshälften, die sie bilden, kenntlich; sie stellen alsbald V-förmige Gebilde dar, in denen man die Vereinigungsstelle der beiden

1) Archives d'anat. micr., T. II, 1899, p. 455.

2) p. 462.

Schenkel als solche meist erkennen kann. Ihren Ursprung verdanken die V somit einer zweiten Längsspaltung, die rechtwinklig die erste geschnitten hat.

Da um die Richtigkeit dieser Angaben über zwei auf einander folgende Längstheilungen bei der ersten Theilung in den Pollenmutterzellen die ganze principielle Frage der Reductionstheilung sich nunmehr drehen wird, so ist wohl anzunehmen, dass man sie nicht sofort und ohne weitere Prüfung acceptirt. Vereinzelten Objecten wird man im Besonderen nicht entscheidende Beweiskraft zuerkennen wollen und ihnen andere, sich scheinbar anders verhaltende Fälle entgegenhalten. Daher die Ausdehnung, die ich meinen eigenen Untersuchungen zu geben für nöthig hielt.

Im Besonderen boten auch verschiedene in den Pollenmutterzellen von Lilium sich darbietende Unterschiede in der Ausbildung der Chromosomen werthvolle Beiträge zur Lösung der in Betracht kommenden Aufgabe. Freilich gewannen diese ungewohnten Fälle für mich erst Bedeutung, als ich von der Untersuchung zahlreicher anderer Pflanzen zu Lilium zurückkehrte. Da stellte es sich heraus, daß auch an der ersten Kernplatte der Pollenmutterzellen von Lilium sich einzelne Chromosomen auffinden lassen, welche in ihrer Zusammenstellung schliesslich alle jene Typen aufweisen, wie sie bei den verschiedenen anderen Pflanzen als die herrschenden zu beobachten sind. Ihr Studium hebt dann aber auch auch jeden Zweifel auf, der etwa noch an dem frühzeitigen Eintreten einer zweiten Längsspaltung bei Lilium fortbestehen könnte. Ungewöhnlich sich verhaltende Mutterchromosomen sind in einzelnen Antheren besonders häufig anzutreffen. Hat man mehrere solche Chromosomen aufgefunden, so darf man mit Aussicht auf Erfolg auch nach anderen suchen. Im Allgemeinen schien

es mir, als wenn das ungewohnte Verhalten sich besonders auf solche Chromosomen erstrecke, die zur Zeit ihrer Einreihung in die Kernplatte eine das Durchschnittsmaass überschreitende Länge besitzen. Dass überhaupt nicht alle Chromosomen gleich lang zu sein brauchen, fällt in den Pollenmutterzellen von Lilium nicht selten auf, wenn auch bedeutendere Grössenunterschiede hier zu den Ausnahmen gehören.

Auch diejenigen Forscher, welche an den primären Segmenten in den Pollenmutterzellen von Lilium Umbiegungen in halber Länge und Schenkelverschmelzungen sich vollziehen liessen, beobachteten einzelne Kernplattenelemente, für welche die Annahme eines solchen Umbiegungsvorganges ausgeschlossen erschien. Es waren das beiderseits mit freien Enden versehene Kernplattenelemente von bedeutenderer Länge, die in einiger Entfernung von ihrem einen Ende an den Spindelfasern sich befestigt zeigten. Unsere Figur 22 kann als Typus eines solchen Verhaltens dienen. Dieses verlangt aber, falls die Umbiegung in anderen Fällen die Ursache der V-Form der auseinanderweichenden Tochterchromosomen sein sollte, dass diese Trennung nicht V-förmige, sondern stäbchenförmige Tochterchromosomen liefern. Das Gegentheil hiervon ergiebt sich aus unserer Figur 32, welche die Verdoppelung der beiden Tochterchromosomen, genau wie in anderen Fällen, zeigt. Eine andere Deutung, als die einer zweiten Längsspaltung, ist hier doch ausgeschlossen. Wenn die Zugfasern nicht das eine Ende des Kernplattenelementes erfassen, sondern in einiger Entfernung von diesem Ende von entgegengesetzten Seiten her an die Tochterchromosomen ansetzen, so geht beim Auseinanderweichen dieser Chromosomen aus ihrem frei gebliebenen, dem Spindelinnern zugekehrten Ende

ein kurzer Zipfel hervor, der sich meist hackenförmig äquatorwärts umkrümmt. Dieser Zipfel erscheint entweder einfach, oder seine beiden Längshälften sind nur mehr oder weniger vereinigt (Fig. 33), oder sie können auch spreizen (Fig. 31, 32). Auf solche Bilder ist von Belajeff wiederholt schon hingewiesen worden[1]). Sie kommen vor auch bei Kernplattenelementen von gewöhnlicher Grösse (Fig. 31), im Allgemeinen wird aber durch grössere Länge der Kernplattenelemente, wohl aus Rücksicht auf Raumverhältnisse, die Insertion in einiger Entfernung von ihren Enden begünstigt. Dann kann es auch geschehen, dass die beiden Tochterchromosomen in halber Länge, oder annähernd in halber Länge, von den Zugfasern erfasst werden und dass sie, durch diese auseinandergezogen, ringförmige oder elliptische Kernplattenelemente bilden (Fig. 24 bis 28). Solche Figuren sind dann auch nicht mehr radial, sondern tangential an der Spindel orientirt. Es ist klar, dass auch auf diese Figuren die Umbiegungsvorstellung, mit Verschmelzung der Schenkel, nicht anwendbar ist, dass in ihnen vielmehr, genau so wie bei reifenförmigen Figuren früherer Stadien (Fig. 6 bis 8), die an ihren Enden sich vereinigenden Längshälften der ursprünglichen Mutterchromosomen vorliegen. Daraus folgt weiter, dass hier wieder beim Auseinanderweichen die beiden, aus der Trennung der ringförmigen und elliptischen Gebilde naturgemäss hervorgehenden U- und V-förmigen Figuren einfach bleiben müssten. Das ist aber nicht der Fall, vielmehr verdoppeln sich diese Figuren mit Beginn des Auseinanderweichens, so wie es meine Figuren 35 und 36 zeigen. Da ist ohne die

1) Zuletzt in dem Aufsatz über die Reductionstheilung, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 31.

Annahme einer zweiten Längsspaltung schwer auszukommen. Die je zwei **U** oder **V** jedes solchen Tochterchromosoms sind an der Insertionsstelle der Zugfasern mit einander verbunden, während ihre vier Schenkel spreizen. Als einen nur selten vorkommenden Fall möchte ich meine Figur 29 bezeichnen. Sie kam dadurch zu Stande, dass ein ringförmiges oder elliptisches Kernplattenelement in der Folge noch durch den Zug der Spindelfasern einseitig geöffnet wurde, die frei gewordenen Schenkel sich auswärts krümmten.

Ich habe hier nur diejenigen Fälle ungewohnten Verhaltens der Kernplattenelemente von Lilium hervorgehoben, die uns im Vergleich mit anderen Objecten von Bedeutung sein werden. Für einige andere Beispiele von verschiedenartiger Trennung oder Drehung der Tochterchromosomen in den Kernplattenelementen verweise ich auf meine Figuren, beispielsweise auf die Figuren 19, 20, 21, 23. Jedem dieser Einzelfälle entspricht auch eine besondere Art des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen, was oft nicht eben leicht entwirrbare Bilder liefert. So stellt meine Figur 34 die Trennung von Tochterchromosomen dar, die stark um einander gedreht waren. Auch hier lässt sich die gleichzeitige zweite Längsspaltung dieser Tochterchromosomen sicher feststellen.

Dass die Tochterchromosomen von Lilium bei Anlage der Tochterkerne mit ihren Enden verschmelzen und einen continuirlichen Faden bilden, steht heute fest und verlangt keine neue Erörterung. Ebenso weiss man, dass die Tochterkerne kein volles Ruhestadium durchmachen. Die Klarlegung der weiteren Vorgänge stösst aber in den Pollenmutterzellen auf so grosse Schwierigkeit, dass sie bisher nur eine relative Sicherheit der Deutung zuliess. In den karyo-

kinetischen Problemen war ich zu dem richtigen Ergebniss gelangt, dass beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Lilium eine Längsspaltung nicht erfolge. Ich gab dort an[1]), dass die schleifenförmigen Chromosomen der Tochterkerne an ihrer Umbiegungsstelle von den Spindelfasern erfasst und in die Kernplatte eingereiht werden. Die beiden Schenkel der Schleifen könnten sich mehr oder weniger an einander legen. „Es besteht jede Schleife . . . . aus jenen beiden Schenkeln der V-förmigen Figur, die durch die zweite Längsspaltung der Tochterchromosomen in der Kernplatte des Mutterkerns erzeugt wurde.“ Weiterhin „wird die Verbindung zwischen jedem Paar aufgehoben und seine beiden Theile in entgegengesetzter Richtung nach den Polen befördert“. — Später kam ich aber doch auf die Längsspaltung der Chromosomen während des zweiten Theilungsschrittes zurück, nachdem mir die Kerne der Embryosackmutterzelle von Lilium scheinbar sichere Beweise für einen solchen Vorgang geliefert hatten[2]). Die Pollenmutterzellen einiger anderer Pflanzen, die ich jetzt studirt habe, schlossen so sicher die Möglichkeit einer Längsspaltung der Chromosomen in den Tochterkernen aus, dass ich schlechterdings auch für Lilium auf meine in den karyokinetischen Problemen gegebene Deutung zurückkommen musste. Es ist thatsächlich auch bei Lilium so, dass in den Tochterkernen während der Prophasen diejenigen Schleifen sich wieder heraussondern, welche den V-förmigen Tochterchromosomen der Metaphasen des ersten Theilungsschrittes entsprechen, dass diese Schleifen

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, p. 190.

2) Eduard Strasburger und David M. Mottier, Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 327.

an der Umbiegungsstelle von den Zugfasern erfasst und nach der Aequatorialebene befördert werden. Ich begnüge mich hier, nur eine Figur für Lilium einzustellen, um nicht die Zahl der für diese Pflanze schon veröffentlichten Bilder, welche jetzt ohne Weiteres die richtige Umdeutung finden werden, noch weiter zu vermehren. Diese unsere Figur 37 führt den Augenblick vor, in welchem die Schleifen, an ihrer Umbiegungsstelle erfasst, nach der Aequatorialebene befördert werden. Dort legen sich die beiden Schenkel jeder Schleife vielfach so vollständig an einander, dass sie durchaus das Bild einer Längsspaltung vorspiegeln. Besonders scheinen solche Fälle auf eine Längsspaltung hinzuweisen, in welchen die doppelten Chromosomen an ihren Polenden mit anderen sich verbunden zeigen. Solche Bilder haben wir als Stützen der Längsspaltung seinerzeit abgebildet [1]). In Wirklichkeit ist aber auch beim zweiten Theilungsschritt von Lilium die Trennung der Chromosomen frühzeitig in den Prophasen, vor Beginn ihrer Einreihung in die Kernplatte vollzogen, und die stellenweise spätere Vereinigung an den Polenden ein nachträglicher Verschmelzungsvorgang, der durch das Zusammenneigen der langen Chromosomenschenkel an den Polen begünstigt wird. So hat sich denn Belajeff mit vollem Recht neuerdings gegen die Annahme einer Längsspaltung beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen erklärt [2]). Da Belajeff nur eine einzige Längsspaltung bei dem ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen annimmt, und die beiden Schenkel der V-förmigen Tochterchromosomen

---

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, Taf. XV, Fig. 6, 7.

2) Ueber die Reductionstheilung, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 33.

ihm die Längshälften der beiden in die Bildung der Kernplattenelemente des ersten Theilungsschrittes eintretenden Chromosomen darstellen, so schliesst er folgerecht bei dem zweiten Theilungsschritt auf eine Reductionstheilung. Denn durch diesen Theilungsschritt würde nach ihm nur die Trennung der beiden Tochterchromosomen sich vollziehen, die, mit ihren Enden verbunden, die Schleifen in den Tochterkernen bilden. Für mich selbst ist nach dem Standpunkt, den ich 1895 einnahm, und in dieser Arbeit von neuem vertrete, eine Reductionstheilung in den Pollenmutterzellen ausgeschlossen. Denn die beiden Schenkel der **V**-förmigen Tochterchromosomen stellen mir deren beide Längshälften vor, somit Enkelchromosomen, die nur an einem Ende zusammenhängen. Die Trennung der Enkelchromosomen beim zweiten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen ist somit nur die Vollendung des schon in den Metaphasen der ersten Theilung eingeleiteten, auf Längsspaltung beruhenden Vorganges. So auch hat neuerdings Guignard[1]) eine weitere Längsspaltung für den zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Najas in Abrede gestellt und lässt bei demselben sich nur die Trennung der durch die zweite Längsspaltung im ersten Theilungsschritt entstandenen Enkelchromosomen vollziehen. Guignard's Object verhält sich im Wesentlichen wie Lilium, ist aber allem Anschein nach für die Beobachtung des zweiten Theilungsschrittes auffallend günstig. Denn Najas zählt nur 6 Chromosomen, die geringste Zahl, die bisher in Pollenmutterzellen beobachtet wurde. Die sechs Schleifen, die sich aus dem Knäuel der Tochterkerne heraussondern, werden, wie bei Lilium, an ihrer Umbiegungsstelle von

1) l. c. p. 467.

den Zugfasern erfasst und nach der Aequatorialebene befördert. Dort neigen die beiden Schenkel jeder Schleife dazu, sich an einander zu legen und so das Bild von Längsspaltungen vorzutäuschen. Die Elemente der Kernplatte werden in Folge dessen so ähnlich denjenigen, welche sich weiterhin in den Pollenkörnern an den in Theilung begriffenen Kernen einstellen, dass man sie ohne Kenntniss ihres Ursprungs kaum unterscheiden könnte. Und doch erfolgt in jenen Kernen der Pollenkörner eine Längsspaltung der Chromosomen und ihr verdanken die beiden zu einander parallelen Längshälften jedes Kernplattenelements ihre Entstehung. Da diese Kernplattenelemente mit ihren Enden an der Kernspindel inserirt sind, so weichen ihre Längshälften als einfache Stäbchen auseinander, was die Aehnlichkeit mit den Vorgängen beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen noch erhöht. Ein Vergleich der Guignard'schen Figuren 57 und 61 (l. c.), aus den Pollenmutterzellen, mit den Figuren 70, 73 und 74 (l. c.), aus den Pollenkörnern, bekräftigt in jeder Weise das hier Gesagte und mag erklären, wieso auch der zweite und dritte Theilungsschritt in den Embryosackanlagen von Lilium so übereinstimmende Bilder ergeben. Diese Aehnlichkeit hat aber die Annahme einer Längsspaltung auch bei dem zweiten Theilungsschritt in den Embryosackanlagen von Lilium gefördert. Denn dass auf die erste Theilung in der Embryosackanlage von Lilium, welche in ihrem typischen Verlauf durchaus der ersten Theilung in den Pollenmutterzellen derselben Pflanze gleicht, eine zweite Theilung folgt, die sich mit der zweiten Theilung in den Pollenmutterzellen deckt, kann ich schlechterdings nicht bezweifeln. Dem entspricht es auch, dass die beiden Theilungen in der Embryosackanlage von Lilium ohne

volles Ruhestadium rasch auf einander folgen[1]), während „zwischen der zweiten und dritten Theilung eine beträchtliche Pause eintritt“ [2]).

Die Vorgänge, wie sie Guignard in den Pollenmutterzellen von Najas beobachtet hatte, mussten auch ihn bestimmen, sich gegen eine Reductionstheilung hier auszusprechen. Er gelangt zu dem Schluss, dass der zweiten Theilung in den Pollenmutterzellen nur die Aufgabe zufalle, die Chromosomen, die schon bei dem ersten Theilungsschritt erzeugt wurden, gleichmässig zwischen die vier Enkelkerne zu vertheilen. Dieser Theilungsschritt, der ohne Ruhepause auf den vorausgehenden folgt, vermindert nach ihm das Nucleïn, welches die Enkelkerne erhalten, auf die Hälfte, verglichen mit jener Menge, welche die vegetativen Kerne besitzen, bei Austritt aus einer gewöhnlichen Mitose. Doch sei dieser zweite Theilungsschritt ebensowenig wie der erste eine Reductionstheilung im qualitativen Sinne, und die vier Kerne sind gleichwerthig in Hinblick auf ihre erblichen Eigenschaften [3]).

In seiner Abhandlung über Najas bemerkt Guignard [3]) schon, dass die zweite Theilung in den Pollenmutterzellen von Lilium sich ebenso wie diese Theilung bei Najas vollziehe. Dasselbe giebt V. Grégoire[4]) in seiner soeben erschienenen Arbeit an, deren Ergebniss ich hier

---

1) David M. Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, p. 133.

2) l. c. p. 137.

3) l. c. p. 505.

4) Les cinèses polliniques, „La Cellule“, T. XVI, 1899, p. 235.

noch einschalte. Er schildert bei den von ihm untersuchten Arten der Gattung Lilium und von Fritillaria imperialis die Prophasen des ersten Theilungsschrittes im Wesentlichen so, wie es hier eben von mir geschehen ist. Er macht ausserdem darauf aufmerksam, dass die Längshälften des Kernfadens von Anfang an um einander tordirt seien, und dass dieses Verhalten ihre vollständige Trennung verhindre[1]). Nach der vollzogenen Segmentirung des Kernfadens verfolgt Grégoire die Verkürzung der Chromosomen und er weist nach, dass die thatsächlich behauptete Umbiegung derselben nicht erfolgt. Grégoire lässt alle Spindelfasern zunächst continuirlich sein. Erst nachträglich findet eine Anziehung zwischen ihnen und den Chromosomen statt. Daraus erkläre sich, dass die Zugfaserbündel zu beiden Seiten eines Chromosoms einander genau entsprechen[2]). Diese Vorstellung leuchtet in mancher Beziehung ein, lässt sich andererseits mit manchen Thatsachen schwer vereinigen. Vor Allem musste während der Insertion der Chromosomen eine Durchbrechung der Spindelfasern erfolgen und diese auf die polwärts gerichteten Seiten der Tochterchromosomen herübergleiten. Dann liegen die Chromosomen, während sie von den Zugfasern erfasst werden, meist noch nicht im Aequator, so dass eine Gleichheit der Zugfaserbündel nach den beiden Polen zu für diesen Entwicklungszustand doch noch nicht bestehen kann. Endlich steht es in verschiedenen Fällen fest, dass die Spindelfaserbildung von den Kernpolen gegen den Aequator fortschreitet, dass die Spindelfasern so gewissermaassen in die Kernhöhle hineinwachsen und schon während dieses Hineinwachsens die Chromosomen erfassen.

---

1) l. c. p. 249.
2 l. c. p. 257.

Ein schönes Beispiel hierfür liefern die Kerne der Sphacelariaceen, die Swingle[1]), und von Corallina, die Davis[2]) im hiesigen Institut untersuchten. — Aus der V-förmigen Gestalt, welche alle die mit ihren Enden an der Spindel inserirten Tochterchromosomen während ihres Auseinanderweichens aufweisen[3]), schliesst Grégoire auf ihre Längsspaltung. Dieser Schluss ist, wie wir sahen, richtig; ich hoffe, im Laufe dieser Untersuchung ihn an verschiedenen Objecten und somit nach allen Richtungen hin zu begründen. Treffend führt auch bereits Grégoire für eine wirklich erfolgende Längsspaltung die Bilder an, welche Chromosomen liefern, die nicht an ihrem Ende befestigt waren. Er schildert hier dieselben Tochterchromosomen von der Gestalt eines verdoppelten V[4]), die ich zuvor beschrieben habe, und giebt unter 19b und c Figuren, die sehr ähnlich meinen Figuren 35 und 36, Taf. I, sind. Bei Anlage der Tochterkerne stellt Grégoire die Vereinigung der Chromosomenden zu einem einzigen Kernfaden, zum mindesten für Lilium speciosum, in Frage[5]). Ich selbst habe solche Vereinigung an vielen Objecten so sicher verfolgt, dass ich sie, trotz des Grégoire'schen Einwandes, zunächst als allgemeine Regel gelten lassen möchte. Im Uebrigen hat ja dieser Punkt keine principielle Bedeutung, denn thatsächlich finden sich die Chromosomen alsbald in der vorausgegangenen

1) Vergl. Walter T. Swingle, Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, Taf. XVI, Fig. 15, 17, 18.

2) Vergl. Bradley Moore Davis, Kerntheilung in der Tetrasporenmutterzelle bei Corallina officinalis, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, Taf. XVI, Fig. 6, 7, 8.

3) l. c. p. 263.

4) l. c. p. 264.

5) l. c. p. 270.

Form aus diesem Verband wieder heraus. Grégoire giebt richtig an, dass diese V-förmigen Chromosomen an der Vereinigungsstelle der Schenkel befestigt werden, um die Tochterkernplatte zu bilden, und dass dann beide Schenkel sich trennen, um die Enkelkerne zu erzeugen[1]). Grégoire erklärt sich damit folgerichtig gegen eine „Reductionstheilung" und führt die in den Pollenmutterzellen der Liliaceen sich abspielenden Theilungsvorgänge auf zwei rasch auf einander folgende Längstheilungen der Chromosomen zurück.

Im Anschluss an Lilium sei hier zunächst die Schilderung der Vorgänge gegeben, die sich in den Pollenmutterzellen von Iris abspielen. Zu der Untersuchung von Iris wurde ich durch die Belajeff'sche Veröffentlichung über die Reductionstheilung angeregt. Belajeff[2]) äussert sich wie folgt: „In den Pollenmutterzellen bei Lilium und Fritillaria sind die Chromosomen bei der zweiten Theilung sehr dick, und der ganze Process der karyokinetischen Theilung vollzieht sich auf einem sehr eng begrenzten Raume. In Folge dessen ist es ausserordentlich schwer, im gegebenen Falle die Formen des Segmentes zu unterscheiden" . . . hingegen hat . . . „Iris lange und dünne Segmente und Pollenmutterzellen von so beträchtlicher Grösse, dass der ganze Process der Kerntheilung mit bewundernswerther Deutlichkeit vor sich geht. Vor der Kerntheilung stellen sich die Chromosomen wieder in derselben Gestalt her, welche sie im Kerne der Pollenmutterzelle besassen." . . . „Auf diese Weise begegnen wir bei der zweiten Theilung der Kerne in den Pollenmutterzellen wieder den V-, Y- und X-förmigen Chromosomen. Jedes dieser V-,

1) l. c. p. 272.

2) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 32.

Y- und X-förmigen Chromosomen stellt natürlich" . . . ebenso wie bei der Theilung des Mutterkerns . . . „zwei mit einander vereinigte Chromosomen dar, aber im letzteren Falle waren sie bereits im Knäuelstadium gespalten und erschienen deswegen dick und doppelt. In der zweiten Kerntheilung werden sie im Gegensatz hierzu keiner Spaltung unterworfen und sind daher einfach und um die Hälfte dünner. Im Bildungsstadium des Muttersterns begeben sie sich nach der äquatorialen Zone der Kernspindel, erhalten aber dort eine ganz andere Anordnung" . . . als bei der ersten Theilung . . . „Die Schenkel der Chromosomen lagern sich nicht in der Aequatorialebene, sondern in der Meridionalebene der Kernspindel." „Es findet keinerlei Spaltung statt, sondern die sich verkürzenden Achromatinfäden ziehen die Schenkel der Figuren in Form von geraden Stäbchen, oder von Stäbchen, deren dem Pole zugekehrtes Ende hakenförmig umgebogen ist, nach beiden Polen zu auseinander." „Dieser . . . Theilungstypus entspricht vollständig der Reductionstheilung im thierischen Organismus, wie sie von den Zoologen der Freiburger Schule beschrieben worden ist."

Belajeff giebt in seiner vorläufigen Mittheilung nicht an, welche Species von Iris er untersuchte. Ich selbst habe meine Beobachtungen auf Iris squalens, Pseud-Acorus und germanica ausgedehnt. Im Folgenden werde ich mich vorwiegend an Iris squalens halten, mit der ich mich am eingehendsten befasst habe. — Da konnte ich zunächst feststellen, dass genau so wie in den Pollenmutterzellen von Lilium eine Längsspaltung des Kernfadens, seine Segmentirung und hierauf die Kürzung der Chromosomen sich vollzieht. In dem Zustande, welcher der Spindelanlage kurz vorausgeht, sind die Chromosomen als zwölf stäbchenförmige, mehr oder weniger gekrümmte Gebilde, ganz ähnlich wie

bei Lilium, an der Kernwandung vertheilt. Die beiden Tochterchromosomen in jedem dieser Gebilde sind meist wie bei Lilium um einander gedreht. Die Contraction, welche die Chromosomen erfahren, pflegt bei Iris Pseud-Acorus stärker als bei Iris squalens zu sein; Iris germanica hält in dieser Beziehung zwischen jenen beiden Arten annähernd die Mitte. Bei Iris Pseud-Acorus stellen die Chromosomen, kurz vor ihrer Einreihung in die Kernplatte, verhältnissmässig kurze Gebilde dar, etwa halb so lang und doppelt so breit, wie bei Iris squalens (Taf. I, Fig. 38). Die beiden Längshälften jedes Chromosoms pflegen auf diesem Entwicklungszustande bei Iris squalens und germanica so verschmolzen zu sein, dass man sie als solche kaum mehr zu unterscheiden vermag; leichter gelingt dieses hingegen bei Iris Pseud-Acorus. Durch die im Kernumkreis auftauchenden, dann in die Kernhöhle eindringenden Fasern der multipolaren Spindelanlage werden die Chromosomen zusammengedrängt. Dabei nehmen sie an der sich bildenden Spindel vorwiegend tangentiale Lagen an. Die Zugfasern ergreifen die kurzen Chromosomen von Iris Pseud-Acorus an ihren Enden; die längeren Chromosomen von Iris squalens werden hingegen meist in einiger Entfernung von diesen erfasst. Sie krümmen dann die entsprechenden Enden nach aussen, so dass sie, abweichend von Lilium, nicht gegen das Spindelinnere, sondern gegen die Peripherie gerichtet sind (Fig. 39). — Während der Umbildung der multipolaren Anlage zur bipolaren Spindel werden die beiden Längshälften jedes Mutterchromosoms auseinandergezogen. Bei Iris Pseud-Acorus giebt das Bilder, die zunächst nahe an Lilium anschliessen, an der fertiggestellten Spindel aber von Lilium sich durch die fast volle Sonderung der beiden Tochter-

chromosomen unterscheiden (Fig. 40). Letztere berühren sich schliesslich nur noch mit ihren äquatorialen Enden. Ein solches Verhalten führen die drei links gelegenen Chromosomenpaare der Fig. 40, Taf. I, vor, während das vierte Paar diesen Grad der Trennung nicht erreichte, eine äquatoriale Anschwellung als Vereinigungsstelle der beiden Tochterchromosomen aufweist und einem Kernplattenelemente von Lilium in verkleinertem Maassstabe daher gleicht. Die auseinandergezogenen Tochterchromosomen von Iris Pseud-Acorus haben die Gestalt etwas abgeflachter Kegel, an welchen der Scheitel, an der Insertionsstelle der Zugfasern, zu einem zugespitzten Fortsatze gestreckt ist. Nicht selten geschieht auch, was an dem ersten Chromosomenpaar rechts in Figur 40 zu sehen ist, dass nämlich die polwärts gerichteten Theile der Tochterchromosomen durch eine verjüngte Stelle von einer äquatorialen Anschwellung getrennt sind, als wenn dort der Zusammenhang der Tochterchromosomen so stark gewesen wäre, dass er der Trennung widerstand. Bei Iris squalens erscheinen die Tochterchromosomen an der fertigen Kernspindel meist zu langen Fäden gestreckt. Von dieser Streckung sind an solchen Chromosomen, die in einiger Entfernung von ihrem polaren Ende von den Zugfasern erfasst waren, die diesem Ende entsprechenden, kurzen, nach aussen gerichteten Fortsätze ausgeschlossen. Denn ihre Trennung erfolgte noch vor Beginn der Streckung. Sie stellen demgemäss knopfförmige Anschwellungen an den polaren Chromosomenden vor, ausnahmsweise bilden sie dort auch längere, hakenförmige Fortsätze. Im Aequator kann die knopfförmige Anschwellung, zu der die Tochterchromosomen vereinigt sind, auch fehlen. So ist es in den Fällen, in welchen die Sonderung in Paare besonders weit fortschritt. Dann ist der Zusammenhang nur

noch auf eine feine Brücke beschränkt. Chromosomenpaare, die eine geringere Streckung erfuhren, können im Aequator einen längeren gemeinsamen Fortsatz aufweisen. Unter Umständen zeigt auch eine solche Vereinigungsstelle im Aequator nicht einen einzigen Fortsatz, sondern zwei neben einander gelegene knopfförmige Anschwellungen. Das gewöhnlichste Verhalten der Chromosomenpaare von Iris squalens wird durch unsere Figur 41, Taf. I, vorgeführt; ausserdem habe ich in Figur 42 die anderen, zum Theil extremen Möglichkeiten in einzelnen Chromosomenpaaren zusammengestellt, welche verschiedenen Kernspindeln entnommen sind. In Figur 41 erscheinen die Chromosomen perlschnurartig und weisen damit eine hier nicht eben seltene Erscheinung auf. Dieses Aussehen ist wohl durch ungleiche Streckung in auf einander folgenden Abschnitten der Chromosomen veranlasst worden.

Die Tochterchromosomen der ersten Theilungsspindel von Iris squalens beginnen als einfache Fäden auseinanderzuweichen, und vielfach können sie in die Nähe der Pole gelangen, ohne eine deutliche Verdoppelung aufzuweisen. In anderen Fällen ist eine solche schon früher, mindestens an einzelnen Tochterchromosomen zu sehen, und sie kann sich an ihnen bis zur vollsten Deutlichkeit, durch die theilweise Trennung der Längshälften steigern. Ein solches Verhalten führt unsere Figur 43, Taf I, vor und es ist wohl schwer daran zu zweifeln, dass es sich in ihr um eine Längsspaltung der Tochterchromosomen wirklich handelt. Man kann denselben Vorgang weiter an den Figuren 44, 45 und 46 verfolgen, wobei im Einzelnen sich wieder Unterschiede ergeben, in dem Grad, bis zu welchem die Längsspaltung in den verschiedenen Spindeln, auch den Chromosomen derselben Spindel fortgeschritten ist. Erst

in der Tochterkernanlage vollzieht sich eine weitergehende Sonderung der Chromosomenschenkel, wobei nicht ausgeschlossen bleibt, dass in einer grösseren oder geringeren Anzahl von Chromosomen die Schenkel polwärts auf längere Strecken hin verschmolzen bleiben. Die Bildung des Tochterkernfadens vollzieht sich aber unter allen Umständen durch Vereinigung der Schenkel an ihren freien äquatorialen Enden (Fig. 47). — Bei Iris Pseud-Acorus weichen die Tochterchromosomen mit Beibehaltung der kurz-kegelförmigen Gestalt, die sie schon in der Kernplatte zeigten, auseinander. Erst in der Nähe ihres Bestimmungsortes pflegen sie sich zu strecken und zugleich eine deutliche Längsspaltung aufzuweisen. Diese doppelte Zusammensetzung bleibt an den Tochterchromosomen von Iris germanica, die in ihrer Länge etwa die Mitte zwischen Iris squalens und Pseud-Acorus halten, oftmals bis in die Tochterkernanlage hinein verborgen und macht sich dort erst kenntlich, wenn der neue Kernfaden angelegt wird. Die kegelförmigen Tochterchromosomen von Iris Pseud-Acorus sind durch ihre Gestalt wohl geeignet, die Vorstellung zu erwecken, dass sie einem Faltungsvorgang ihre Entstehung verdanken. Würden die beiden Längshälften der Mutterchromosomen unter solchen Umständen in ihrer Mitte erfasst und auseinandergezogen, so müsste das in der That Paare V-förmiger Tochterchromosomen geben. Durch angemessenen Zug an den Umbiegungsstellen der beiden Tochterchromosomen und entsprechenden Widerstand gegen ihre Trennung im Aequator könnten leicht die beiden Schenkel jedes Tochterchromosoms zur Vereinigung kommen und einen scheinbar einfachen Körper von kegelförmiger Gestalt bilden. Das wäre dann im Endergebniss dieselbe Erscheinung, wie man sie bisher für Lilium

annahm und aus einer frühzeitigen Umbiegung der Tochterchromosomen und der Verschmelzung ihrer Schenkel ableitete. Doch diese Vorstellung, die bei Iris Pseud-Acorus als Möglichkeit nicht ohne Weiteres abzuweisen wäre, lässt eine Anwendung auf Iris squalens keinesfalls zu. Ganz abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, welche in der Deutung der hakenförmigen Tochterchromosomen an Iris squalens als gestreckter Schleifen mit verschmolzenen Schenkeln liegen würde, liesse sich aus dieser Deutung das Vorhandensein der hakenförmigen Fortsätze an den polaren Enden dieser Tochterchromosomen auch nicht ableiten. Wollte man aber die hakenförmigen Fortsätze an den polaren Enden der Tochterchromosomen von Iris squalens nur für den kürzeren Schenkel jener Gebilde halten, die man als gleichschenklige V bei Iris Pseud-Acorus deutete, so würde dem die Thatsache widersprechen, dass die fadenförmigen Gebilde sich bei Iris squalens ihrer ganzen Länge nach verdoppeln, diese Verdoppelung in günstigen Fällen auch in dem hakenförmigen Fortsatz zu verfolgen ist.

Die Tochterkernanlagen in den Pollenmutterzellen von Iris squalens nehmen rasch an Grösse zu und durchlaufen die in den Figuren 48 und 49, Taf. I, vorgeführten Stadien. Die Kernhöhle wird gross im Verhältniss zu dem Fadenknäuel, den sie führt, und so kommt es, dass dessen Windungen sich vornehmlich an der Kernwandung halten. — Mit Eintritt in die neuen Prophasen sondern sich die zwölf Schleifen der vorausgegangenen Anaphase aus dem Knäuel wieder heraus und lassen sich getrennt verfolgen (Fig. 50, 51). Dann legt jede Schleife ihre Schenkel mehr oder weniger vollständig an einander (Fig. 52—55). Da diese Schenkel den beiden Längshälften je eines Tochter-

chromosoms entsprechen, so ist ihre völlig gleiche Länge ohne Weiteres klar. Eine Trennung der Schenkel an der Umbiegungsstelle, die dem polaren Ende eines jeden Tochterchromosoms entspricht, wird alsbald vollzogen. Die Enkelchromosomen erscheinen nun paarweise an der Kernwandung vertheilt, eine im Einzelnen wechselnde Figur dort bildend (Fig. 53 bis 55). Man bekommt annähernd parallelläufige Fadenpaare, auch)(- X - Y - V- und selbst ()-förmige Figuren zu sehen, in mannigfaltiger Ausbildung und durch Drehungen complicirt. Es sind das die Figuren, von denen es bei Belajeff heisst, dass sie die V - Y- und X-förmigen Gestalten wieder herstellen, welche den Chromosomen im Kerne der Pollenmutterzelle zukommen [1]). In den Tochterkernen wie im Mutterkern leitet Belajeff sie von je zwei sich mit einander vereinigenden Chromosomen ab [2]). Uns hingegen waren ähnliche Bilder in den Prophasen der ersten Theilungsschritte als Producte der Trennung der beiden Längshälften der Mutterchromosomen entgegengetreten. Besonders schön zeigten sie sich, wie aus unseren Figuren 2—7, Taf. I, hervorgeht, in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes von Lilium Martagon ausgebildet, weniger leicht liessen sie sich in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes der von uns untersuchten Iris-Arten nachweisen. Zwischen den Elementen der Kernplatte des Mutterkerns (Fig. 40, 41, Taf. I) und diesen Figuren besteht hingegen jene Aehnlichkeit nicht, die man nach dem Belajeff'schen Schema [3]) erwarten müsste, und verhältnissmässig gering ist auch die Uebereinstimmung, die sich aus dem Vergleich

1) l. c. p. 32.
2) l. c. p. 31, 32.
3) l. c. p. 31.

der auseinanderweichenden Tochterchromosomen bei der ersten Theilung (Fig. 43, 44, 45, 46) mit diesen Figuren ergiebt. Die grosse Aehnlichkeit der Figuren, die sich bei dem zweiten Theilungsschritt von Iris einstellen, mit den Bildern in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes von Lilium erweckt zunächst die Vorstellung, dass es sich auch in dem zweiten Theilungsschritt von Iris um die unmittelbaren Folgen einer sich dort vollziehenden Längsspaltung der Chromosomen handle. Erst die Entwicklungsgeschichte klärt uns über den wahren Sachverhalt auf und belehrt uns darüber, dass im zweiten Theilungsschritt von Iris nicht die unmittelbaren, sondern die abgeleiteten Folgen einer Längsspaltung vorliegen. Der durch die Längsspaltung der Tochterchromosomen in den Metaphasen der ersten Theilung geschaffene Zustand wird in den Prophasen der zweiten Theilung reconstruirt. Er kommt dort erst zu seiner freien Ausgestaltung, an der er in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes durch die Zugfasern verhindert wird. Letztere halten die Längshälften jedes Tochterchromosoms an dem Polende zusammen und veranlassen durch den ausgeübten Zug deren Geradstreckung. Dieses Aussehen gewinnen die Chromosomenpaare alsbald auch in den Prophasen des zweiten Theilungsschrittes, wenn die neuen Zugfasern angelegt worden sind (Fig. 56, Taf. I). Diese erfassen von Neuem jedes Chromosomenpaar an seinem Polende, oder in geringer Entfernung von diesem. Dort werden die Enkelchromosomen einander genähert, während sie im Uebrigen eher dazu neigen, auseinander zu spreizen (Fig. 56, 57). Die Paare werden dann, mit dem Polende voran, nach der Aequatorialebene der Theilungsfigur befördert (Fig. 57, 58, 59). Bei den Paaren, die aus grösserer Entfernung herangeschafft werden, bewirkt der

auf das eine ihrer Enden ausgeübte Zug, dass sich die sie bildenden Enkelchromosomen mehr oder weniger vollständig an einander schmiegen. Bei den Paaren, die sich in der Nähe des Aequators befanden, unterbleiben zunächst meist diese Vereinigungen. Die Chromosomen contrahiren sich während ihrer Einziehung in die Kernplatte, werden demgemäss kürzer und dicker (Fig. 59). Sie ordnen sich in der Kernplatte so an, dass in jedem Paar das eine Chromosom dem einen, das andere dem anderen Pol zugewandt ist; in den meisten Paaren zeigen die Chromosomen parallelen Verlauf, oder spreizen jetzt doch nur noch wenig auseinander (Fig. 60). Die hierauf folgende Trennung der Enkelchromosomen und ihre Beförderung nach den Spindelpolen vollzieht sich in möglichst einfacher Weise. Ihr Auseinanderweichen beginnt an der Insertionsstelle und schreitet bis zum entgegengesetzten Ende fort (Fig. 62, Taf. II). Sie besitzen die Gestalt von einfachen Stäbchen, die, wenn ihre Insertion nicht ganz an dem Polende sich befindet, dieses hakenförmig, meist nach dem Spindelinnern, eingekrümmt zeigen (Fig. 62, Taf. II).

So stimmt denn meine Schilderung des zweiten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen der Iris-Arten mit der Belajeff'schen darin überein, dass sie auch keine Längsspaltung der Chromosomen bei diesem Theilungsschritt mehr annimmt. Abweichend von Belajeff darf ich aus diesem Umstand aber nicht auf eine Reductionstheilung schliessen, da ich die Verdoppelung, welche die Tochterchromosomen in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes erfahren, für eine zweite Längsspaltung halte. Die Schenkel der Schleifen, die sich aus den Prophasen des zweiten Theilungsschrittes heraussondern, entsprechen für mich den Enkelchromosomen, welche diese zweite Längs-

theilung geschaffen hat, die Durchbrechung der Schleifen an der Umbiegungsstelle einer Trennung dieser Enkelchromosomen. Des Weiteren kann ich nicht zugeben, dass die mit einander vereinigten Enkelchromosomen in der Kernplatte der Tochterkerne eine principiell andere Anordnung aufweisen sollten, wie beim ersten Theilungsschritt[1]). Denn auch die Kernplatte des Mutterkerns besteht meiner Auffassung nach aus Chromosomenpaaren, welche je einem einzigen Chromosom ihre Entstehung verdanken und so orientirt sind, dass sie ihre eine Längshälfte dem einen, ihre andere dem andern Spindelpole zukehren.

An die Schilderung von Iris möchte ich zunächst die von Hemerocallis fulva[2]) anschliessen, weil sie in ihrem Verhalten den Iris-Arten sehr nahe steht. Die primären Chromosomen ihrer Pollenmutterzellen sind dick, werden auch nicht gestreckt, doch in ganz ähnlicher Weise wie bei Iris squalens an der Kernspindel befestigt (Fig. 65, Taf. II). Je nach der Stärke des nach aussen gewandten polaren Fortsatzes, sind die Gestalten der auseinanderweichenden Tochterchromosomen etwas verschieden. Sie können kurzen dicken Stäbchen, hakenförmigen oder V-förmigen Gebilden gleichen. In dieser Gestalt, und ohne Streckung, erreichen sie die Pole, wo erst ihre Längsspaltung sich geltend macht. Freilich tritt sie nicht in allen Präparaten deutlich hervor, weil die Fixirung des Objectes nicht immer gelingt, bei schlechter Fixirung die Chromosomen aber verklumpt erscheinen. Doch in besonders günstigen Fällen kann man sehr belehrende Bilder erhalten, die nicht selten

---

1) l. c. p. 32—33.

2) Vergl. auch O. Juel, Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 209.

dann auch Trennungen der Enkelchromosomen an den Polenden zeigen. Einen solchen Fall, in schräger Polansicht, habe ich in Figur 66 zur Darstellung gebracht. — Die Verschmelzung der freien Chromosomenenden liefert in gewohnter Weise, innerhalb der Tochterkernanlage, den neuen Kernfaden (Fig. 67). In älteren Tochterkernen erscheint dieser in Folge ungleicher Vertheilung der Nucleolarsubstanz stellenweise angeschwollen (Fig. 68). Mit Beginn der Prophasen des zweiten Theilungsschrittes sondern sich aus diesem Kernfaden die früheren Schleifen wieder heraus. Ihre Sonderung ist von einer Trennung auch an den Umbiegungsstellen begleitet (Fig. 69). Vielfach spreizen die Enkelchromosomen stark, die von Belajeff für Iris beschriebenen Figuren oft in extremer Ausbildung zeigend (Fig. 70). Diese Figuren sind es auch, die in einer Juel-schen Abbildung für Hemerocallis zur Darstellung kamen[1]). Die Juel'sche Abbildung wurde dann von Valentin Häcker wiedergegeben, um an ihr die Besonderheiten vorzuführen, die der zweiten Kerntheilung in den Pollenmutterzellen zukommen. Aus diesen Besonderheiten gehe hervor, dass die zweite Kerntheilung in den Pollenmutterzellen von einer gewöhnlichen Mitose verschieden sei. Häcker weist auf die Aehnlichkeit hin, die sie mit der zweiten Theilung bei der Oogenese von Cyclops brevicornis und der Seeplanarie Prostheceraeus besitzt. — Da in den Anaphasen von Hemerocallis fulva eine Trennung der Enkelchromosomen auch an den Polenden unter Umständen ermöglicht war, so kann die Uebereinstimmung der Bilder der Prophasen des zweiten Theilungsschrittes mit jenen Zuständen der Anaphasen eine verhältniss-

1) l. c. Taf. VII, Fig. 14.

mässig grosse sein (Fig. 66 u. 69). Die Einreihung in die Kernplatte wird in derselben Weise wie bei Iris vollzogen, und das Aussehen der fertigen Kernspindel (Fig. 71) ist dementsprechend ähnlich. Doch sind die Fasern hier vielfach in einiger Entfernung von ihrem Ende an der Spindel befestigt. Es mögen bei stärkerer Spreizung der Enkelchromosomen an den Polenden die Zugfasern an diese nicht ansetzen können, der Angabe gemäss, die in dieser Beziehung Belajeff für Iris machte. Da heisst es: „Die Achromatinfäden befestigen sich auch in diesem Falle an derjenigen Stelle, an der sich die Schenkel vereinigen“ [1]).

Ein sowohl an Lilium wie auch an Iris anschliessender, im Uebrigen doch recht eigenartiger Fall wird durch die primären Kerne in den Pollenmutterzellen von Funkia Sieboldiana geboten. Die Prophasen spielen sich im Wesentlichen so wie bei Lilium ab, nur fällt alsbald eine sehr ungleiche Länge der sich sondernden Mutterchromosomen auf. Dieser Grössenunterschied wird noch auffallender, wenn die Mutterchromosomen sich contrahirt und an der Kernwandung vertheilt haben. Da überbieten die einen Chromosomen die anderen um das Mehrfache (Taf. II, Fig. 72). Die einen stellen längere, mehr oder weniger gekrümmte und gewundene Stäbchen dar, andere sind unter Umständen kaum länger als breit. Jedes dieser Mutterchromosomen wird von zwei gleich langen, mehr oder weniger um einander gewundenen und fast völlig verschmolzenen Tochterchromosomen gebildet (Fig. 72). Dass jedes dieser Paare aus zwei ihrem Ursprung nach verschiedenen Mutterchromosomen, die sich vereinigt hätten, bestehen sollte, erscheint hier von vorn herein ausgeschlossen. Denn, wie sollten sich stets

---

1) l. c. p. 33.

je zwei gleich lange Chromosomen, wo solche Verschiedenheiten der Länge möglich sind, zusammengefunden haben. Weit eher schon würde sich dieser Thatbestand der Umbiegungsvorstellung anpassen lassen, wenn diese auch die Antwort auf die Frage schuldig bliebe, warum die Umbiegung an jedem Chromosom gerade in halber Länge erfolgt sei. Doch es ist nicht mehr nöthig, auf diese aus der Umbiegungsvorstellung sich ergebende Schwierigkeit einzugehen, da thatsächlich eine solche Umbiegung nicht erfolgt, die beiden gleichen Längshälften jedes Chromosoms das Product seiner Längsspaltung sind und daher auch gleich lang sein müssen. Noch in anderer Beziehung ist der Fall von Funkia belehrend, da er schwer vereinbar mit der Vorstellung erscheint, als sei die numerische Reduction der Chromosomen die Folge unterbliebener Quertheilungen im Kernfaden. Es liegt ja in der That nahe, daran zu denken, dass bei einer solchen numerischen Reduction je eine Quertheilung des Kernfadens unterbleibe, und jedes Chromosom daher als aus zwei mit ihren Enden verbundenen Chromosomen bestehend zu deuten sei. Die extreme Ungleichheit der Chromosomen im Mutterkern von Funkia Sieboldiana raubt dieser Vorstellung den Boden. Denn es muss an sich schon unwahrscheinlich erscheinen, dass die längsten wie die kürzesten Chromosomen des Mutterkerns von Funkia Sieboldiana ihren Ursprung in je zwei auf einander folgenden Chromosomen haben sollten, und es lehrt ausserdem das Studium der Meristeme in der Antherenwandung von Funkia Sieboldiana auf das Bestimmteste, dass dort die Chromosomen der sich theilenden Kerne annähernd gleich lang sind. Damit wird aber auch die Umbiegungsvorstellung der Möglichkeit beraubt, die gleiche Länge der die primären Kernplattenelemente bildenden Schenkel auf Urchromosomen

zurückzuführen und etwa anzunehmen, dass die Umbiegung an jener Stelle erfolge, wo zwei gleich lange, das Mutterchromosom bildende Urchromosomen zusammenstossen. Auch die häufige Durchbrechung der auseinanderweichenden Tochterchromosomen an ihren Polenden lässt sich dann nicht mit einer solchen Grenze in Verbindung bringen. Dass diese letzte Erscheinung aus der zweiten Längsspaltung sich ohne Weiteres erklärt, haben wir andererseits schon hervorgehoben. — Die verschiedene Länge der Chromosomen in dem primären Kern der Pollenmutterzellen von Funkia Sieboldiana steht an sich nicht einzig da, wohl aber ist sie durch ihre extreme Ausbildung auffällig. Grössenunterschiede innerhalb weit engerer Grenzen sind verbreitet und von uns auch zuvor schon für Lilium hervorgehoben worden. Für solche Grössenunterschiede finden sich auch Analoga in den Geweben. Guignard giebt in seiner letzten Veröffentlichung[1]) auch die Chromosomen im primären Kern der Pollenmutterzellen von Najas major als von sehr verschiedener Länge an. Die Grössenunterschiede dort stehen aber doch noch wesentlich hinter den für Funkia Sieboldiana geschilderten zurück. In dem Gewebe junger Antheren von Najas major konnte Guignard ebenfalls Längenunterschiede der Chromosomen im Verhältniss von eins zu zwei verfolgen[2]). Erwähnt sei an dieser Stelle, dass auch in den Spermatocyten von Salamandra, nach Meves[3]), bei der ersten heterotypischen Theilung die Chromosomen

---

1) l. c. p. 461, 465.

2) l. c. p. 457.

3) Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897, p. 39.

ganz verschiedene Grösse besitzen, einzelne nur halb so gross als andere sind.

Im Allgemeinen halten sich die grösseren Chromosomen im primären Kern der Pollenmutterzellen von Funkia Sieboldiana an einander, und zwar an der nämlichen Seite des Kerns (Taf. II, Fig. 72). Nicht selten liegt ihnen das Kernkörperchen an und manchmal wird es von einzelnen unter ihnen umfasst. Es giebt andererseits zahlreiche Fälle, in welchen eine Beziehung zwischen der Lage der grösseren Chromosomen und des Kernkörperchens sich nicht bemerken lässt (Fig. 72). Die Zahl der Chromosomen ist ziemlich hoch, sie beträgt 24. Um so mehr fällt es zunächst bei der Untersuchung der Gewebe der Antherenwandung auf, dass die sich theilenden Kerne dort nicht einmal diese Zahl von Chromosomen aufzuweisen haben. Man dürfte auf Grund mancher früheren Erfahrung gegen 48 Chromosomen in diesen Geweben erwarten und ist im ersten Augenblick daher überrascht. Doch die neueren Untersuchungen haben vielfach bedeutende Schwankungen der Chromosomenzahl in den Geweben der Pflanzen erwiesen, und reiht sich dieser Fall somit nur jenen Erfahrungen an.

Während die multipolare Spindelanlage auftritt, schwindet gewohnter Maassen das grosse Kernkörperchen. Die Chromosomen werden in die Kernplatte eingereiht und erfahren dabei eine bestimmte Vertheilung. Die grossen Chromosomen kommen peripherisch, die kleinen central zu liegen (Taf. II, Fig. 73). So können die grossen Chromosomen sich frei nach aussen strecken, während von den kleineren der innere Raum der Kernplatte thunlichst ausgenutzt wird. Diese ungleiche Grösse der Segmente in der primären Kernplatte der Pollenmutterzellen von Funkia Siebol-

diana war mir bereits vor Jahren aufgefallen[1]) und brachte ich damals schon zwei solche Kernplatten in Polansicht zur Darstellung[2]). Merkwürdig genug ist dieses Verhalten, das vielleicht in Folge des Vortheils, den die bessere Raumausnutzung brachte, festgehalten wurde. Welche Kräfte im Spiele sind, um während der Einordnung der Chromosomen in die Kernplatte den kleineren eine innere, den grösseren eine äussere Lage zu verschaffen, muß dahingestellt bleiben. Es liesse sich etwa denken, dass die Beförderung kleinerer Chromosomen nach der Aequatorialebene sich leichter und damit auch rascher vollzieht, für die grösseren Segmente dann nur noch der peripherische Raum verfügbar bleibt. — Die Insertion der Chromosomen an der Spindel gleicht im Wesentlichen der von Lilium. Sie sind an ihren Enden befestigt und dort von den Zugfasern mehr oder weniger auseinandergezogen. Das gemeinsame äquatoriale Stück ist dann bei den inneren, kleineren Chromosomen auf eine knopfförmige Anschwellung beschränkt, während es bei den äusseren, grossen bedeutende Dimensionen behält. In diesen äquatorialen Stücken der grossen Chromosomen erscheinen die beiden Tochterchromosomen nicht selten von einander getrennt. Sie bilden dann schleifenförmige, elliptische, Y- und V-förmige Figuren, mit mannigfaltiger Drehung der Schenkel umeinander (Taf. II, Fig. 73).

Die Längsspaltung der Tochterchromosomen vollzieht sich, wie bei Lilium, gleich zu Beginn des Auseinanderweichens und liefert V-förmige Gebilde. Die Paare zeigen eine, den Kernplattenelementen entsprechende, verschiedene

---

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXI, 1882, Sond.-Ausg., p. 19.

2) l. c. Taf. I, Fig. 55, 56.

Grösse. Da die langen Tochterchromosomen in der Peripherie liegen, so liefern feine Mikrotomschnitte Bilder, wie das in unserer Figur 74, Taf. II dargestellte. Nicht selten ist zu beobachten, dass die langen Tochterchromosomen bei ihrer Wanderung nach den Polen hinter den kurzen zurückbleiben. Ihre Beförderung durch die Zugfasern nach dem Bestimmungsorte schien somit weniger leicht sich zu vollziehen.

Die Enden aller dieser ungleich langen Chromosomen finden sich in der Tochterkernanlage zu einem einzigen Kernfaden zusammen, und aus diesem differenziren sich die Paare wieder als Schleifen von entsprechend ungleicher Länge heraus (Taf. II, Fig. 75, 76). Die Trennung der Enkelchromosomen auch an ihren Polenden liefert die uns schon bekannten Bilder (Fig. 75, 76). Dann werden die Paare an den Polenden, oder in deren Nähe, von den Zugfasern erfasst und nach der Aequatorialebene befördert (Fig. 77, 78). Die Enkelchromosomen legen sich alsdann in den meisten Paaren ihrer ganzen Länge nach an einander und geben Bilder, die in der That bei jedem, der nicht deren Entstehung kennt, die Vorstellung einer sich vollziehenden oder eben erst vollzogenen Längsspaltung erwecken müssen (Fig. 79, 80). Bei Polansichten der Kernplatten fällt auch hier die vorwiegend peripherische Vertheilung der längeren Chromosomenpaare auf (Fig. 81). Das Auseinanderweichen der Enkelchromosomen geht mit auffallender Regelmässigkeit vor sich, wobei aber, abweichend von dem sonst üblichen Verhalten, die Chromosomen sich nicht mit ihren Enden in der Aequatorialebene zunächst auf einander stützen, vielmehr mit diesen Enden auseinanderspreizen (Fig. 82).

Den Wendepunkt in meiner Untersuchung der Kern-

theilungsvorgänge in Pollenmutterzellen bildete Tradescantia virginica. Zwar lassen sich die karyokinetischen Bilder in diesen Pollenmutterzellen im Allgemeinen nicht gut fixiren[1]), dafür liefern sie aber einige charakteristische Stadien, die entscheidend in den controversen Fragen werden, weil sie eine doppelte Deutung nicht zulassen. Auch im Kern der Pollenmutterzellen von Tradescantia erfolgt die Längsspaltung des Kernfadens schon im Knäuelstadium. Nach erfolgter Segmentirung des Kernfadens beginnen die Längshälften jedes Mutterchromosoms alsbald sich von einander zu trennen (Taf. II, Fig. 83). Sie zeigen sich alsbald nur noch an ihren Enden vereint, ohne dass diese sonst irgendwie hervortreten. So entstehen mannigfach gewundene, beiderseits abgeschlossene Schleifen, die zwischen einander verlaufen (Fig. 84), und die daher in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen nur in einzelnen Fällen gelingt. Diese Schleifen verkürzen und verdicken sich allmählich und nehmen zugleich reifenförmige, doch immer noch mehr oder weniger gewundene Gestalten an (Fig. 85). Der einzelne Mikrotomschnitt zeigt im Allgemeinen nur Stücke solcher Reifen, die es gilt, wie es zum Theil in unserer Figur 85 geschehen ist, aus auf einander folgenden Schnitten zu reconstruiren. Hin und wieder präsentirt sich auch ein Reifen unmittelbar in seiner ganzen Ausdehnung. Gegen die Mitte der Kernhöhle hin drängen sich die Reifen meist zu einem Knäuel an einander. Gegen die Kernwandung hin spannen sie sich meist freier aus. Die Lumina der

---

1) Die verschiedensten Fixirungsmittel kamen zur Anwendung, Platinchlorid bewährte sich für die jüngeren Zustände am besten.

Reifen werden weiterhin immer enger, ihre Wände dicker, ihre Windungen gleichen sich aus, und im Resultate liegen vorwiegend elliptische Reifen, oft in demselben Schnitt in Mehrzahl nachweisbar, dem Beobachter vor. Dann schwindet die Kernwandung, und es beginnt die Anlage der Kernspindel, deren Zugfasern jede Ellipse an zwei annähernd gegenüberliegenden Stellen erfassen. An der Vereinigungsstelle der beiden die Ellipsen bildenden Tochterchromosomen macht sich eine Verengung bemerkbar (Fig. 86). Der von den Spindelfasern ausgeübte Zug führt meist zu einem einseitigen Oeffnen der Ellipsen (Fig. 86, 87). Die beiden Tochterchromosomen solcher Ellipsen werden an der Spindelanlage polwärts gerichtet und pflegen sich dann auch mehr oder weniger gerade zu strecken. Das giebt im Endergebniss Bilder, die paarweise verbundenen Stäben ¦ gleichen. Bei nur theilweiser Geradstreckung kommen ʃ-förmige und bei Drehung ʅ-förmige Gestalten zur Ausbildung. Die Substanz der Chromosomen ist an der Ansatzstelle der Zugfasern meist zu einem kurzen Zipfel vorgezogen. Die geradgerichteten Tochterchromosomen zeigen diesen Zipfel annähernd in ihrer Mitte; sie weisen somit die nämliche Insertion an den Zugfasern wie die anderen nicht geradgestreckten Chromosomen auf. Die geöffneten wie die geschlossenen Chromosomenpaare erscheinen auf diesem Entwicklungszustande durch Lininbrücken zu einer Art Schnur verbunden, deren Windungen senkrecht zum Aequator gerichtet sind (Taf. II, Fig. 87). Diese Anordnung der verhältnissmässig dicken Elemente fällt schon an weniger kunstvoll angefertigten Präparaten auf, etwa solchen, die durch Zerdrücken entsprechend junger Antheren in Methylgrün-Essigsäure gewonnen werden. Daher sie Baranetzky be-

reits bemerkte und demgemäss angiebt[1]): „Die Windungen der Kernfäden sind nach einer Richtung orientirt, so dass sie jetzt mehr oder weniger parallel neben einander zu liegen kommen.“ Die Fertigstellung der Kernplatte folgt rasch auf diesen Zustand. Die Tochterchromosomen werden so orientirt, dass das eine in jedem Paar dem einen, das andere dem anderen Spindelpol zugekehrt ist. Je nach der grösseren oder geringeren Anzahl nicht geöffneter Ellipsen, welche eine Kernplatte enthält, ist das Aussehen dieser letzteren verschieden (Taf. II, Fig. 88, 89). Die Verbindung der Tochterchromosomen, sowohl in den geschlossenen wie in den geöffneten Ellipsen, ist auf dünne Verbindungsbrücken beschränkt. Nicht selten haben die Tochterchromosomen eines Paares sich auch vollständig von einander getrennt; in den Präparaten ist es freilich oft auch das Messer, welches sie auseinandergezogen hat. — Während die Tochterchromosomen nach den Spindelpolen befördert werden, vollzieht sich ihre Längsspaltung. Sie wird hier im Allgemeinen erst kenntlich, wenn die Pole der Spindel annähernd erreicht sind. Doch kommen auch Präparate vor, in welchen einzelne Tochterchromosomen eine durch Spalten angedeutete Längstheilung schon während der Spindelanlage aufweisen. Das war bei einzelnen der in Figur 87 dargestellten Chromosomen der Fall. Da von den geschlossenen Ellipsen, wie sie auch in jeder fertigen Kernplatte noch vorliegen, nicht zu bezweifeln ist, dass sie aus zwei mit ihren Enden verbundenen Tochterchromosomen bestehen, so muss auch eine Längsspaltung der Tochterchromosomen als sichere Thatsache hier gelten. Denn die **V**-förmigen Tochterchromo-

---

1) Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien, Bot. Ztg., 1880, p. 265.

somen, wie sie durch die Hälfte der Ellipsen geliefert werden, erfahren eine Verdoppelung in je zwei gleich gestaltete Gebilde. Der Vorgang ist hier so auffällig und so unzweideutig, dass er schon früher auffallen musste. So schrieb bereits Heuser[1]) über den ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Tradescantia: „Hier sind in der Sternform die Elemente aussergewöhnlich lang, sie reichen fast von Pol zu Pol. Ihre eigentliche Theilung wird durch eine nochmalige Quertheilung in der Nähe des Aequators besorgt; dann erst, also nach Anlage der Tochtersterne, erfolgt die Längsspaltung der Tochterstrahlen. Dieser Vorgang stimmt ganz auffallend mit der von Flemming für die Theilung der Hodenepithelzellen von Salamandra gegebenen Schilderung überein.“ Das, was Heuser zu der Annahme einer zweiten Quertheilung beim ersten Theilungsschritt von Tradescantia veranlasste, war die Trennung der stäbchenförmig emporgerichteten Tochterchromosomen, deren Trennung im Aequator einer Quertheilung gleicht. Daher ihm auch Tradescantia bedeutende Abweichungen von den sonst üblichen Vorgängen der Kerntheilung darzubieten schien.

Da auch die schon in der Kernplatte emporgerichteten Tochterchromosomen von Tradescantia einseitig, annähernd in ihrer Mitte, an den Zugfasern inserirt sind, so nehmen sie während des Auseinanderrückens mehr oder weniger ausgeprägte ∪-Form an (Taf. II, Fig. 90). Erst in der Nähe der Pole wird, wie schon erwähnt, die Längsspaltung der Tochterchromosomen endgiltig sichtbar, so wie es unsere Figuren 91, 92, 93, 94 und 95, Taf. II, zeigen. Diese Längs-

1) Beobachtungen über Zellkerntheilung, Bot. Centralbl., Bd. XVII, 1884, p. 154.

spaltung führt hier meist zur beiderseitigen Trennung der Enkelchromosomen, die somit sowohl an den als äquatorial wie an den als polar zu bezeichnenden Enden auseinandertreten. Hingegen bleiben beide Enkelchromosomen an der Insertionsstelle der Zugfasern vereint, was den Paaren in der Aufsicht)(-förmige Gestalten verleiht (Fig. 95). — Erst nachdem ich in die Metaphasen der Tradescantia vollen Einblick gewonnen hatte, wurden mir auch jene Bilder klar, die sich in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes bei Lilium an jenen Chromosomenpaaren einstellen, die zuvor Reifenform aufwiesen. Ich habe diese Bilder in den Figuren 35 und 36, Taf. I, zur Darstellung gebracht. Sie ergänzen ihrerseits in erwünschter Weise die an Tradescantia gemachten Beobachtungen, im Besonderen dadurch, dass sie die Längsspaltung der Tochterchromosomen gleich im Beginn des Auseinanderweichens zeigen.

Die gespaltenen Tochterchromosomen ordnen sich in den Tochterkernanlagen im Wesentlichen radial an, so dass sie ihre äquatorialen Enden nach aussen und zugleich schräg gegen den Aequator richten (Taf. II, Fig. 96). Dabei spreizen die äquatorialen Schenkelenden jetzt stärker, während sich die polaren an einander schmiegen (Fig. 96). Es folgt die Verschmelzung der Schenkelenden zum Kernfaden (Taf. III, Fig. 97, 98) und alsbald eine Streckung des letzteren und Zunahme seiner Windungen (Fig. 99). Das Bild der Tochterkerne gleicht alsbald der Figur 100 und zeigt locale Anschwellungen im Knäuel, die durch ungleiche Vertheilung des Chromatins und der Nucleolarsubstanz veranlasst sind. Aus diesem Knäuel differenziren sich mit Beginn der Prophasen wieder die Enkelchromosomenpaare heraus, als Schleifen, die alsbald auch eine polare Durchbrechung zeigen (Fig. 101, 102). So entstehen wiederum die V- Y- und

X-förmigen Figuren wie auch sonstige Schleifenbildungen. Aehnliche Figuren waren uns in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes bei Tradescantia nicht begegnet. Jene waren vielmehr durch die Bildung der reifenförmigen Figuren charakterisirt, welche ihrerseits den Prophasen des zweiten Theilungsschrittes fehlen. Die Enkelchromosomenpaare werden hierauf von den Zugfasern nach der Aequatorialebene gezogen (Fig. 103), wobei ihre Insertion vielfach in merklicher Entfernung von ihren Polenden liegt (Fig. 103). Das macht sich dann auch beim Auseinanderweichen geltend, indem die stäbchenförmigen Enkelchromosomen vielfach mit längeren hakenförmigen Fortsätzen an ihren Polenden versehen sind (Fig. 104).

Die Mottier'schen Bilder der ersten Kernspindel aus den Pollenmutterzellen von Podophyllum peltatum [1]) zeigen so viel Aehnlichkeit mit dem gleichen Entwicklungszustande bei Tradescantia virginica, dass sie die Hoffnung auf lehrreiche Uebereinstimmungen auch für andere Theilungszustände erwecken mussten. Mottier giebt an [2]), dass bei Podophyllum die Chromosomen, sobald sie aus dem Knäuel hervortreten, ihre Zusammensetzung aus Tochterchromosomen leicht erkennen lassen. Sie sollen Ringe oder Ellipsen bilden, unter Umständen auch zusammengeklappt sein. Der Regel nach wären Klumpen oder Anschwellungen an den Verlöthungsstellen vorhanden. Die Anheftung der Spindelfasern erfolge an den Ringen in der Mitte, zwischen den Klumpen. Im Einzelfalle sei es schwer zu entscheiden, ob in einem gegebenen Chromosom ein so stark contrahirter

---

1) Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. V, Fig. 36—38.

2) l. c. p. 188.

Ring vorliege, dass sein Lumen geschwunden sei, oder ob es sich um ein zusammengeklapptes Chromosom handle, dessen Tochterchromosomen bereits auseinanderzuweichen beginnen. Bei der Trennung der Tochterchromosomen werde gelegentlich ein Ende früher losgelöst und gegen die Pole gezogen. Die auseinanderweichenden Tochterchromosomen seien entweder V-förmig oder hätten die Gestalt nur wenig gekrümmter dicker Stäbe.

Meine Erwartung, in frühen Stadien der Prophasen von Podophyllum ähnliche, geschlossene Schleifen und Reifen wie bei Tradescantia zu finden, erfüllte sich nicht. Die Bilder, die mir hier entgegentraten, stimmten weit mehr mit den von mir bei Lilium (Taf. I, Fig. 4 bis 14) auf entsprechenden Zuständen beobachteten. Das ergiebt sich auch ohne Weiteres aus dem Vergleiche der eben angeführten Figuren von Lilium mit den auf Taf. III, Fig. 105 bis 112 dargestellten für Podophyllum. Diese letzteren zeigen die frühzeitige Trennung der Längshälften in den acht verhältnissmässig starken Mutterchromosomen, die aus dem Fadenknäuel des Mutterkerns hervorgehen. Dieser Trennung folgt eine fortschreitende Contraction der Tochterchromosomen mit Abnahme der Länge und Zunahme der Dicke, wobei die von Anfang an ziemlich verschiedene Grösse der Paare noch auffälliger wird. Mehr oder weniger spreizende Stäbchenpaare herrschen in den Bildern vor. Die beiden Tochterchromosomen jedes Paares sind auf jüngeren Stadien oft um einander gedreht; mit zunehmender Verkürzung der Tochterchromosomen gleichen sich diese Windungen mehr oder weniger aus. Ringförmige Gebilde kommen ebenfalls vor (Fig. 111), sind aber nicht häufig. Während der multipolaren Spindelanlage, zur Zeit, da die Zugfasern an die Chromosomenpaare ansetzen, sieht man letztere besonders

in solchen Gestalten, wie sie durch die Figuren 113 bis 117 vorgeführt werden. Die Zugfasern erfassen, wie bei Tradescantia, die Tochterchromosomen annähernd in ihrer Mitte. Dem ausgeübten Zuge verdanken die jetzt häufig werdenden reifenförmigen Figuren ihre Entstehung. Sie gehen aus Tochterchromosomen, die in Paaren einander mehr oder weniger angeschmiegt waren, hervor. Je nach dem Grade der Vereinigung dieser Tochterchromosomen weisen die Reifen entweder keine Anschwellung an den den Chromosomenenden entsprechenden Stellen auf, oder sie zeigen sich dort mit Anschwellungen oder längeren Fortsätzen versehen, die in Einzahl oder in Zweizahl, entweder nur zur einen Seite des Reifens oder zu dessen beiden Seiten ausgebildet sind. Das Alles ist aus den schon angeführten Figuren zu ersehen und den Bildern anderer Chromosomenpaare, die ich bereits fertig gestellten, zweipoligen Kernspindeln entnommen habe (Fig. 118 bis 125). Ausser den reifenförmigen Gebilden treten uns Y- X- und +-förmige, während der Spindelanlage und an der fertigen Spindel entgegen, deren Ursprung im Einzelnen ein verschiedener sein kann. So kann ein Kreuz seine Entstehung zwei auseinander spreizenden Tochterchromosomen, die den einen Schenkel polwärts, den anderen äquatorialwärts richten ┐└, und nur an der Umbiegungsstelle verbunden sind, wie auch zwei in ihrer Mitte eng auseinandergezogenen, zuvor parallelen Stäbchen =╪= verdanken. An älteren Kernspindeln nimmt die Häufigkeit solcher Chromosomenpaare, deren Schenkel eine einseitige Trennung erfuhren, polwärts gerichtet und nach aussen umgebogen wurden (Fig. 125) bedeutend zu[1]). Es sind das die uns schon bekannten Bilder, die auch bei Tradescantia

1) Vergl. auch die Fig. 38 bei Mottier, l. c. Taf. V.

vorherrschen und einer einseitigen Oeffnung elliptischer Tochterchromosomenpaare ihre Entstehung verdanken. An ihrer Verbindungsstelle im Aequator weisen die Tochterchromosomen eine mehr oder weniger vorspringende, knopfförmige Anschwellung auf. Manchmal sind dort zwei solche, neben einander liegende Anschwellungen vorhanden. Sie stellen dann die nicht völlig vereinten Enden der beiden Tochterchromosomen dar. Diese letzte Erscheinung ist auch an den Seiten geschlossener Ringe nicht selten (Fig. 118, 119, 120) und kann dort einen anderen Ursprung, als den eben angenommenen, nicht haben.

Das Auseinanderweichen der reifenförmigen Chromosomenpaare liefert naturgewäss V-förmige Figuren mit einer meist wenig scharfen Umbiegung, ein Verhalten, das aus der Mottier'schen Figur 39 bereits richtig zu ersehen ist. Daher ich auf Mottier's Figur 39 (l. c.) hiermit verweisen möchte, während ich meine eigene Figur 126 auf zwei auseinanderweichende Chromosomenpaare beschränke. Das eine Paar in meiner Figur entstammt einem reifenförmigen Kernplattenelemente, das andere einem solchen, dessen Schenkel polwärts gerichtet waren. Auch die Tochterchromosomen des letzteren haben flach V-förmige Gestalt angenommen, was aus ihrer annähernd in der Mitte gelegenen Insertion und dem Zug nach den Polen sich ohne Weiteres erklärt. Zu Beginn des Auseinanderweichens erscheinen die V-förmigen Tochterchromosomen einfach, so wie sie in Mottier's Figur 39, und in meiner Figur 126 rechts, dargestellt sind; bald aber stellt sich auch in ihnen die vorauszusehende zweite Längsspaltung ein. Ausnahmsweise ist diese bereits früher, schon zu Beginn der Trennung, zu beobachten. Einen solchen Fall habe ich in der Figur 126, am links gelegenen Paar, wiedergegeben. Sonst pflegt die zweite Längsspaltung sich

erst an Tochterchromosomen, welche den Weg nach den Spindelpolen angetreten haben, zu markiren. Die Trennung der Längshälften ist bei denjenigen Tochterchromosomen, die nicht genau in der Mitte inserirt waren, meist auf die längeren Schenkel beschränkt, so dass Y-förmige Figuren entstehen. Bei den in ihrer Mitte befestigten Chromosomen sieht man die Enkelsegmente für gewöhnlich beiderseits auseinanderweichen und auf diese Weise X-förmigen Figuren den Ursprung geben. Das zeigen wohl mit hinlänglicher Klarheit die von mir in Fig. 127 bis 129 zusammengestellten Fälle.

Die Verschmelzung der Schenkelenden der Chromosomen zum Tochterkernfaden führt unsere Figur 130, Taf. III, vor. In Figur 131 hat die Sonderung der schleifenförmigen Enkelchromosomenpaare für die nächste Prophase schon wieder begonnen. Die Beförderung der Schleifen nach der Tochterkernplatte zeigen unsere Figuren 132 und 133, die Befestigung der Paare und ihr Verhalten an der fertigen Kernspindel die Figuren 135 bis 137. Der gewöhnliche Habitus einer ganzen Tochterkernspindel ist aus der Figur 134 zu ersehen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass Podophyllum peltatum ein sehr geeignetes Object ist, um das Ausbleiben einer Längstheilung der Chromosomen im zweiten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen zu erweisen. Das Zusammenschliessen der den Enkelchromosomen entsprechenden Schenkel an den Schleifen lässt sich in gut fixirten Präparaten mit Sicherheit verfolgen. Dieses Object hatte demgemäss auch Mottier's Urtheil und das meinige bei den „Cytologischen Studien“ in richtiger Weise beeinflusst. Ich sprach mich gegen eine Längsspaltung beim zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen damals

aus und liess mich erst durch die scheinbar überzeugenden Ergebnisse der Kerntheilungsvorgänge in der Embryosackanlage von Lilium wieder entgegengesetzt umstimmen. Die ganze Lösung des Problems, das so viel Widersprüche veranlasste, konnte freilich erst aus der allgemeinen Begründung der zweimaligen Längsspaltung der Chromosomen beim ersten Theilungsschritt der Pollenmutterzellen gewonnen werden.

Auf die nahe Uebereinstimmung zwischen Podophyllum und Helleborus foetidus hatte bereits Mottier hingewiesen[1]). Die Längsspaltung der Mutterchromosomen in den primären Kernen der Pollenmutterzellen ist aus seinen Figuren 53 bis 55 (l. c.) zu ersehen. Ein „Zusammenklappen" der Chromosomen findet auch hier nicht statt, vielmehr nur eine Contraction, während der die zwölf Tochterchromosomenpaare, an der Kernwandung vertheilt, parallelstäbige, kreuzförmige, Y- und V-förmige, zum Theil auch reifenförmige Gebilde darstellen. Während ihrer Einreihung in die mehrpolige Kernspindelanlage bilden sie ganz vorwiegend kurze, dicke, mehr oder weniger gekrümmte Paarlinge mit einander angeschmiegten Längshälften. Sie werden vorwiegend in ihrer Mitte befestigt und so scharf auseinandergezogen, dass sie, im Gegensatz zu Podophyllum, der Mehrzahl nach nicht Ellipsen, sondern kreuzförmige Gebilde, ohne bemerkbares Lumen, bilden. Es kommen aber vereinzelte Ellipsen, so wie auch Tochterchromosomenpaare vor, die einer einseitigen Oeffnung der Ellipse ihren Ursprung verdanken. Das giebt die Mottier-sche Figur 60 (l. c.) völlig richtig wieder, so dass ich auf sie verweisen kann. Bei der Trennung der Tochterchromo-

---

1) l. c. p. 189.

somen herrschen naturgemäss verhältnissmässig kurze, gedrungene Gebilde vor, von herzförmiger Gestalt, so wie sie Mottier's Figuren 61 und 62 (l. c.) zeigen. Mottier's Schilderung ist nur dahin zu ergänzen, dass diese Gebilde, während ihrer Wanderung nach den Polen, eine Längsspaltung erfahren. Diese Längsspaltung ist besonders gut in Polansichten festzustellen und liefert ähnliche Bilder, wie sie uns von Tradescantia her bekannt sind. — Die zweite Theilung schliesst nahe an Podophyllum an. Ich begnüge mich, auf diese Aehnlichkeit hinzuweisen, um meine Beschreibungen nicht ungebührlich auszudehnen.

So klein auch die Chromosomen bei Nymphaea alba sind, es lässt sich doch feststellen, dass sie bei den Theilungsvorgängen der Kerne in den Pollenmutterzellen sich kaum anders als bei Podophyllum und Helleborus verhalten. Ich studirte dieses Object vornehmlich, um mir ein Urtheil über die Centrosomen, die es nach Guignard[1]) besonders gut zeigen soll, zu bilden. Ich komme auf diesen Gegenstand später zurück. Die Tochterchromosomenpaare erfahren hier schliesslich eine so starke Verkürzung, dass sie fast viereckig werden. In dieser Form liegen sie gleichmässig an der Kernwandung vertheilt (Taf. III, Fig. 157). Die Enden der beiden Stäbchen, aus denen jedes dieser Gebilde besteht, sind meist etwas angeschwollen, divergiren auch wohl ein wenig, dazu kommt oft eine gleichmässige Krümmung der Stäbchen, welche den Paarlingen grosse Aehnlichkeit mit den bekannten „Vierergruppen" des Thierreichs verleiht (Fig. 157). Das zeigen auch Guignard's Figuren 2 bis 6 (l. c.). Guignard leitet dieses Aussehen der Paar-

---

1) Les centres cinétiques chez les végétaux, Ann. d. sc. nat., Bot., 8e sér., T. V, 1898, p. 178.

linge von ihrer Contraction ab, die je ein Paar Kügelchen liefern soll[1]). So entstehe eine Tetrade, deren vier Kügelchen entweder in derselben Ebene, oder in verschiedenen Ebenen liegen. Meine eben gegebene Deutung schliesst näher an das Verhalten in anderen Fällen an. — Die Zahl der an der Kernwandung vertheilten Paarlinge habe ich auf 48 bestimmt. Ich verfuhr dabei in der Weise, dass ich alle auf einander folgenden Schnitte durch denselben Zellkern zeichnete und hierauf die Zählung in den Bildern vornahm. Die erlangten Werthe schwankten nahe um 48, stimmten wiederholt mit dieser Zahl genau überein. Ich glaube daher in meiner Bestimmung nicht geirrt zu haben, muss aber hinzufügen, dass Guignard nur 32 Paarlinge für dieselbe Pflanze angiebt[2]). Trifft meine Zählung zu, so wäre Nymphaea den Beispielen mit besonders hoher Zahl von Chromosomen in den generativen Kernen anzureihen. Die von mir bei Nymphaea gefundene Zahl wird von Guignard[3]) auch für Psilotum angegeben; dass sie aber noch überschritten werden kann, scheint aus der Angabe von Gary N. Calkins hervorzugehen, dass die Sporenmutterzellen von Pteris annähernd 60 Chromosomen führen[4]). Die niedrigste bisher in generativen Kernen gefundene Zahl ist andererseits die neuerdings von Guignard[5]) in den Pollenmutterzellen von Najas major festgestellte, die, wie schon früher

1) l. c. p. 181, 182.

2) l. c. p. 182.

3) l. c. p. 477.

4) Chromatin-reduction and Tetrad-formation in Pteridophytes, Bulletin of the Torrey Botanical Club, Vol. XXIV, 1897, p. 109.

5) l. c. p. 461.

erwähnt wurde, nur sechs beträgt. — Die „Vierergruppen" der Nymphaea alba sind unter einander nur durch spärliche und äusserst zarte, schwach tingirbare Fädchen verbunden. Für die spätere Spindelbildung ist somit in der grossen Kernhöhle durch fadenförmige Structuren nicht entfernt vorgesorgt, wohl aber steht auch hier wieder ein entsprechend grosses Kernkörperchen zur Verfügung, das kurz vor Anlage der Kernspindel sich auflöst. Während ihrer Einreihung in die mehrpolige Spindelanlage (Taf. III, Fig. 158, und Taf. IV, Fig. 159) erfahren die Chromosomen eine merkliche Verdichtung, erscheinen dann dementsprechend noch kleiner und färben sich intensiver. An der fertigen zweipoligen Spindel (Taf. IV, Fig. 160) sind sie, allem Anschein nach, in ihrer Mitte inserirt. Bei ihrer Kleinheit ist freilich nur eine relative Sicherheit in dieser Beziehung zu erlangen, doch sprechen für die angenommene Befestigungsart die Frontansichten solcher Chromosomenpaare, welche vereinzelt von einer Spindel durch das Mikrotommesser abgetrennt wurden, so wie auch die Seitenansichten an den Rändern zarter Spindeldurchschnitte gelegener Paare. Dabei sind die Paarlinge aus der viereckigen in mehr oder weniger deutlich elliptische, kreuzförmige oder lineal gestreckte Formen übergegangen. Ich neige nach meinen bisherigen Erfahrungen zu der Ansicht, dass die Insertion der Tochterchromosomenpaare in ihrer Mitte eine in den primären Kernplatten der dicotylen Pollenmutterzellen sehr verbreitete Erscheinung ist. Diese Insertionsart verlangt dann weiter eine in vorwiegend tangentialer Ebene erfolgende Längsspaltung der Tochterchromosomen, deren Feststellung die Kleinheit des Objectes bei Nymphaea nicht sicher zulässt.

Die Tochterkerne wachsen zu bedeutender Grösse heran,

daher auch die Windungen des Kernfadens vorwiegend der Kernwandung folgen. In den Prophasen sondern sich die zarten Fadenschleifen, ziehen sich hierauf zusammen und bilden wieder in entsprechend verkleinertem Maassstabe die bekannten II-V-Y- und X-förmigen Figuren (Taf. IV, Fig. 165). Da diese Figuren in verhältnissmässig grossem Abstand an der Kernwandung vertheilt sind, so ermöglicht das von neuem ihre Zählung, die wieder meist die Ziffer 48 ergiebt. Die Lininbrücken zwischen den Paarlingen sind auch in den Tochterkernen äusserst spärlich, dafür aber auch wieder das Kernkörperchen so gross, dass seine Substanz für die Bildung der Spindelfasern, die weiterhin die Kernhöhle ausfüllen, wohl ausreichen kann. Ueber das Aussehen der Kernplatte in den Tochterkernen ertheilt unsere Figur 166 Aufschluss. Die Doppelpaare der äusserst kurzen Enkelchromosomen sind deutlich zu unterscheiden. In den meisten Paaren sind die Stäbchen einander annähernd parallel, sie spreizen aber auch nicht selten. Sie zeigen sich an ihrem Ende inserirt und erscheinen daher, falls sie senkrecht zur Schnittfläche stehen, wie zwei runde, in der Richtung der Spindelachse orientirte Punkte. Das Auseinanderweichen erfolgt in gewohnter Weise und wird in unseren Figuren 168 bis 170 vorgeführt, während unsere Figuren 171 und 172 die Anlage der Enkelkerne zeigen. Alle diese Figuren stimmen mit den von Guignard entworfenen (l. c. Taf. IX) im Wesentlichen überein.

Ich könnte an dieser Stelle mit der Schilderung weiterer Beispiele aufhören, gälte es nicht, an einzelnen Objecten, für welche anders lautende Angaben existiren, zu zeigen, dass auch sie nicht im Widerspruch zu den hier gewonnenen Ergebnissen stehen. Zu solchen Objecten gehören die Pollenmutterzellen von Allium fistulosum, die Ishi-

kawa[1]) zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung wählte. Auf diese Arbeit hat im Besonderen auch Belajeff[2]) hingewiesen, weil Ishikawa „bei seiner Untersuchung über die Entwicklung der Pollenkörner von Allium fistulosum fand, dass thatsächlich in den Pollenmutterzellen dieser Pflanze sich eine Reductionstheilung vollzieht". Entgegen den Angaben früherer Beobachter hatte Ishikawa in dieser seiner Arbeit zunächst behauptet, dass die numerische Reduction der Chromosomen bei Allium bereits in den „Urpollenzellen", welche die Pollenmutterzellen liefern, stattfinde. Dem trat Mottier entgegen[3]) und ebenso betont Guignard in seiner letzten auf Najas major[4]) bezüglichen Veröffentlichung, dass die numerische Reduction der Chromosomen erst in den Pollenmutterzellen vor sich geht. Diese Thatsache dürfte jetzt als sichergestellt gelten und könnte wohl ausser weiterer Discussion bleiben.

Im primären Kern der Pollenmutterzellen von Allium fistulosum werden die Prophasen der Theilung von Ishikawa zunächst ganz richtig geschildert[5]). Er beobachtet die Segmentirung des Kernfadens, die Längs-

1) Studies of reproductive Elements. III. Die Entwicklung der Pollenkörner von Allium fistulosum; ein Beitrag zur Chromosomenreduction im Pflanzenreiche, Journ. of the College of Science, Imp. Univ. Tokyo, Vol. X, Pt. II, 1897.

2) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 28.

3) Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwicklung der Pollenkörner von Allium, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 474.

4) Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major, Arch. d'anat. microscopique, T. II, 1899, p. 457.

5) l. c. p. 201.

spaltung der Mutterchromosomen und ihre Verkürzung. Dann lässt er weiter die Tochterchromosomen eines jeden Paares sich an einer mittleren „Verknickungsstelle“ mit einander „verknüpfen“ und so „Chromosomengruppen“ entstehen, die „mit den in den Entwicklungscyclen der thierischen Genitalzellen so allgemein beobachteten Vierergruppen einige Aehnlichkeit haben“. Nach Anlage einer zierlichen Spindel, nehmen diese Chromosomen eine äquatoriale Stellung ein, wobei von den beiden Chromosomen jedes Paarlings der eine dem einen, der andere dem anderen Pole zugekehrt ist. Dann werden die Schwesterchromosomen von einander getrennt, was „mehr nach den homöotypischen Modi“ geschieht. Die acht V-förmigen Chromosomen brechen, wenn sie an den Spindelpolen angelangt sind, „an ihrer Verknickungsstelle durch“, wodurch sechzehn stäbchenförmige Enkelchromosomen entstehen. In diesem Vorgang erblickt Ishikawa eine Quertheilung der Tochterchromosomen und ist demgemäss geneigt, sie als Reductionstheilung zu deuten[1]). — In den Prophasen der Tochterkerne sollen die Chromosomen „nicht in vereinzelten Stäbchen, sondern in Paaren vereinigt sichtbar werden“. Aus den Paaren gehen ringförmige Chromosomen hervor, und in den Metaphasen vollzieht sich dann die Trennung in den Ringen, entsprechend den Vereinigungsstellen der Enkelchromosomen. Diese Theilung „schreitet nach dem heterotypischen Modus vor“[2]).

Ich habe die Pollenmutterzellen von Allium fistulosum nachuntersucht, und es gelang mir auch, wie ich meine, alle die Bilder wiederzufinden, auf welche Ishi-

1) l. c. p. 219.
2) l. c. p. 207.

kawa seine Deutungen gründete. In Betreff der Segmentirung und Längsspaltung der Mutterchromosomen, sowie der darauf folgenden Trennung der Tochterchromosomen sind Ishikawa's Angaben durchaus zutreffend. Weniger ist dies für die darauf folgenden „Verknickungs"-Figuren der Fall. In Wirklichkeit treten bei Allium dem Beobachter die Tochterchromosomen-Paarlinge in ganz ähnlicher Combination wie bei Lilium entgegen, wobei auch kreuzförmige Figuren vorkommen. Vor ihrer Einreihung in die Kernspindel legen sich die Tochterchromosomen der meisten Paare in dem grössten Theile ihres Verlaufs wieder an einander und bilden Bänder, die aber stärker abgeflacht sind, wie bei Lilium, und daher auch weit mehr zu Krümmungen neigen. In der multipolaren Spindelanlage werden, entgegen Lilium, die wenigsten Paare an ihren Enden erfasst. Ihre Befestigung erfolgt vielmehr meist in einiger Entfernung von ihren Enden und nicht selten sogar in der Mitte. Daher kommt es auch, dass die meisten Paare an der jetzigen Kernspindel in eine mehr oder weniger tangentiale Lage gelangen. Diese Lage, sowie die Art der Insertion bestimmen das Aussehen der Kernplatte. Die Schilderung Ishikawa's wurde durch dieses Aussehen bestimmt. Wenn mehrere, annähernd in der Mitte inserirte Paare neben einander liegen, so giebt das in der That Bilder, die „in fast schematischer Schönheit" jene von Ishikawa geschilderte Anordnung der in der Aequatorialebene vertheilten Chromosomen zeigen, bei welcher das eine Chromosom dem einen, das andere dem anderen Pol zugekehrt ist. Die gegenseitige Lage der Tochterchromosomen ist in solchen Paaren oft fast parallel, sie erscheinen an der Insertionsstelle der Zugfasern kaum auseinandergezogen. Andere Paare zeigen entsprechend stärkere Trennung und

weisen dann kreuzförmige Gestalten auf; die an ihrem Ende befestigten Paare erhalten ⊣-förmige Gestalt. Die Bilder Fig. 138 bis 140, Taf. III, in welchen ich mich auf die Wiedergabe der allernothwendigsten Verhältnisse beschränkte, illustriren das Gesagte. Sie sind so gewählt, dass in ihnen die wichtigsten Combinationen der Orientirung und Befestigung an der Spindel, so weit es auf diese ankommen konnte, vertreten sind. In der Aufsicht weisen die Kernplatten vorwiegend kreuzförmige Gestalten in ihren Elementen auf. In diesen Kreuzen werden die nach den beiden Polen gerichteten Arme von den auseinandergezogenen Theilen der Tochterchromosomen gebildet, die in der Aequatorialebene gelegenen Arme von ihren nicht auseinandergezogenen, einander noch anliegenden Theilen. Die beiden äquatorialen Arme brauchen natürlich nicht gleich lang zu sein, einer der Arme kann auch ganz fehlen. Dabei zeigen diese Arme mannigfaltige Krümmungen, im Besonderen Krümmungen hinweg von der Spindel. Die polaren Arme sind je nach dem Einzelfall verschieden stark entwickelt und oft auch nicht frei von Krümmungen. Solche durch Polansichten gelieferten Kreuze spielen in *Ishikawa*'s Abbildungen eine nicht unwesentliche Rolle, ohne als Polansichten hervorgehoben zu sein. — Durch die Art der Insertion an der Kernspindel wird die Gestalt der auseinanderweichenden Tochterchromosomen in jedem Paar bestimmt. Die meisten V-förmigen Figuren, welche der Beginn der Metaphasen aufweist, sind nicht auf eine Längsspaltung der Tochterchromosomen, sondern auf die Art ihrer Trennung zurückzuführen; so in unserer Figur 114 der Taf. III. Die Längsspaltung der Tochterchromosomen pflegt auch hier später als bei *Lilium* sichtbar zu werden, und die durch Spaltung erzeugten Schenkel spreizen erst dann etwas aus-

einander, wenn die Tochterchromosomen sich schon merklich vom Aequator entfernt haben (Fig. 142). Das sind die uns schon bekannten U-förmigen Gebilde, welche, je nachdem die Insertion in der Mitte oder in einiger Entfernung von der Mitte lag, gleich oder ungleich lange Schenkel aufweisen. Die Längsspaltung findet in der Ebene der Krümmung statt und verdoppelt diese Gebilde, welche bei gleich langen Schenkeln an beiden Enden gleich stark spreizen, bei ungleich langen Schenkeln öfters nur am längeren Schenkel die Spaltung deutlich zeigen. An den Polen angelangt, ordnen sich die meisten Tochterchromosomen so an, dass ihre durch die Spaltung entstandenen Schenkel in tangentiale Lage kommen, ihre Umkrümmung radial gerichtet wird. Die Längsspaltung in Enkelchromosomen, so wie diese Orientirung, ergeben Bilder, die Ishikawa zu dem Ausspruch veranlasst haben, dass eine Durchbrechung der V-förmigen Chromosomen an ihrer „Verknickungsstelle" auf diesem Theilungsstadium erfolge und sechzehn stäbchenförmige Enkelchromosomen liefere, die einer Reductionstheilung ihre Entstehung verdanken. — Der zweite Theilungsschritt spielt sich bei Allium fistulosum im Wesentlichen so wie bei Lilium ab, so dass ich dessen Schilderung übergehe.

Um Bilder zu erhalten, die sich mit Ishikawa's Figuren decken, muss die Untersuchung an Allium fistulosum ausgeführt werden. Zum Mindesten weicht das, was ich zunächst in den Pollenmutterzellen von Allium fallax zu sehen bekam, so wesentlich von Ishikawa's Figuren ab, dass ich mir deren Entstehung nicht gleich erklären konnte. In den primären Kernen der Pollenmutterzellen von Allium fallax werden die beiden Tochterchromosomen jedes Paares weit stärker von den Zugfasern aus-

einandergezogen, daher Kreuze (Taf. III, Fig. 143) in der Seitenansicht der Kernplatte dominiren, Ellipsen (Fig. 144) in derselben Ansicht auch nicht selten sind, Paarlinge mit parallelen Tochterchromosomen dagegen kaum vorkommen. Manche Ellipse wird auch wohl einseitig geöffnet, wodurch das uns schon bekannte Bild, wie in Fig. 145, Taf. III, entsteht. Die auseinanderweichenden Tochterchromosomen sind gedrungener als bei Allium fistulosum, zeigen U-förmige Gestalten, zum Theil mit auswärts gewendeter Biegung, und damit Bilder, die, sobald die zweite Längsspaltung sichtbar wird, sehr an Tradescantia erinnern (Fig. 146). In dieser gedrungenen Gestalt erreichen die Enkelchromosomenpaare auch die Spindelpole, um sich dort ebenso wie bei Allium fistulosum anzuordnen (Fig. 147).

Eine Controlle meiner älteren Beobachtungen an den Pollenmutterzellen von Larix erschien jetzt auch wünschenswerth, daher im verflossenen und in diesem Frühjahr neues Material fixirt und zur Untersuchung vorbereitet wurde. Das geschah nicht mehr an künstlich getriebenen Zweigen [1]), sondern an Blüthenknospen, die im Freien gesammelt wurden. Damit wollte ich zugleich feststellen, ob mir nur normale Bilder früher vorgelegen hätten, ob im Besonderen das im Freien gesammelte Material so weit auseinanderliegende Theilungsstadien in demselben Antherenfach wie das künstlich getriebene vereinige, und ob die Tochterkerne in ihm die gleichen Ruhezustände aufweisen. Das Ergebniss lehrte, dass sich das im Freien gesammelte Material in den Theilungsbildern nicht von dem künstlich getriebenen unterscheidet, dass aber unter günstigen Entwicklungsbedingungen im Freien die Theilungsstadien innerhalb desselben Antheren-

---

1) Wie in meiner früheren Untersuchung, Karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, p. 165.

faches mehr Uebereinstimmung bieten. Als das Wetter im verflossenen Frühjahr plötzlich kalt und regnerisch wurde, stellten sich auch im Freien grosse Unregelmässigkeiten in dem Fortschreiten der Theilungen ein. Eine ähnliche Erscheinung hatte ich Gelegenheit auch bei anderen Pflanzen zu beobachten.

Zu den vorgerückteren Prophasen des ersten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen von Larix möchte ich bemerken, dass die kreuzförmigen Figuren, die sie aufweisen, wie in anderen Fällen, der unvollständigen Vereinigung der Tochterchromosomen in den Paaren ihre Entstehung verdanken. Auch anders gestaltete Figuren kommen vor, gelegentlich auch Ringe. Die Chromosomen werden sehr kurz und massig und neigen zur Verklumpung. Als kurze, mehr oder weniger gekrümmte, verschmolzene, annähernd parallele Stäbe, deren Länge nur wenig deren Dicke überbietet, werden sie, in der von Belajeff[1]) und mir bereits geschilderten Weise, in die mehrpolige Spindelanlage eingefügt. An der fertigen Kernspindel bilden sie vorwiegend Kreuze, deren zwei Schenkel nach den Polen, die anderen beiden Schenkel in der Aequatorialebene orientirt sind. Die vorausgehenden Stadien, wie dieser fertige Zustand, lehren, dass die Tochterchromosomenpaare in der Nähe ihrer Mitte, oder in dieser selbst, von den Zugfasern erfasst und mehr oder weniger stark auseinandergezogen werden. Die auseinandergezogenen Theile stellen naturgemäss Schleifen dar, doch ist von ihrer doppelten Zusammensetzung nichts zu bemerken; ebensowenig wird letztere durch die äquatorial orientirten Schenkel verrathen. War das Paar näher dem einen Ende erfasst

1) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen, Flora, Bd. LXXIX, 1894, p. 433.

worden, so zeigte sich der eine äquatoriale Schenkel kürzer als der andere. Auch die Befestigung ganz an dem einen Ende kommt, wenn auch nur selten, vor. In einem Worte, die Kernplattenelemente an der primären Spindel der Pollenmutterzellen von Larix europaea entsprechen im Wesentlichen dem, was uns auch eine primäre Kernplatte der Pollenmutterzellen von Allium fallax bot. Ist dieses aber der Fall, so musste sich das auch aus dem Verhalten beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen ergeben. Dann war jedenfalls zum Mindesten ein Theil der V-förmigen Tochterchromosomen, die ich vor Jahren beobachtet hatte, nicht den Schenkeln der V-förmigen Tochterchromosomen bei Lilium, vielmehr den U-förmigen Chromosomen von Tradescantia zu vergleichen. Das ergab auch thatsächlich die eingehende Untersuchung, an die ich jetzt mit besserer Vorbereitung herangetreten war. Die Bilder von Larix gewannen für mich jetzt sogar eine besondere Bedeutung, weil sie nur von neuem bestätigten, mit welchen Schwierigkeiten die Forschung auf diesem Gebiete zu kämpfen hatte. Unter den sehr zahlreichen Präparaten, die mir zur Verfügung standen, zeigten einige, und zwar auch nur an vereinzelten Stellen, vorzüglich fixirte Bilder, welche den Beginn des Auseinanderweichens in seltener Klarheit illustrirten. Da war es, als hätte man Filigranarbeit vor Augen, so zart und fein war ihr Bau. Die Längsspaltung der Tochterchromosomen liess sich in allen Einzelheiten verfolgen, und sie zeigten während dieses Vorganges mit auffallender Klarheit die perlschnurförmige Differenzirung in aufeinander folgenden Chromatinscheiben. Doch das Nähere hierüber mögen meine Figuren 148 und 149, Taf. III, illustriren. Sie sind aufeinander folgenden Längsschnitten durch dieselbe Kernspindel entnommen, und ich bemühte mich, in

ihnen alle Einzelheiten der Structur auf das Getreueste wiederzugeben. Diese Bilder sprechen für sich selbst und schliessen jede andere Deutung, als die einer Längsspaltung der Tochterchromosomen, somit einer zweiten Längsspaltung in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes, aus. In allen Paarlingen der in den Figuren 148 und 149 dargestellten Spindel war die Trennung der Tochterchromosomen bereits so weit vollzogen, dass sie sich nur noch mit den äquatorialen Enden mehr oder weniger weit berührten. Die Schleifenschenkel waren auseinandergetreten, die polwärts gerichtete Umbiegung erschien als scharfer Winkel, die Tochterchromosomen somit von durchaus V-förmiger Gestalt. In den Schenkeln dieser V-förmigen Figuren vollzog sich nun die Längsspaltung. In dem ersten Paare links in der Fig. 148 sieht man ihren Beginn in der Nähe der äquatorialen Enden. Weiter polwärts ist die Trennung in dem mittleren Paare der Fig. 148, Taf. III, fortgeschritten, von welchem das Messer aber einen nach vorn gerichteten Theil auf der rechten Seite entfernt hat. Ganz ähnlich verhält es sich mit dem in Fig. 149b vorgeführten Paare, das auf der rechten Seite auch die nach vorn gerichteten Spaltungshälften eingebüsst hat. Besonders schön waren die Paare der Fig. 149a. In dem ersten Paare, links in dieser Figur, sind beiderseits die äquatorial noch verbundenen Spaltungsproducte ziemlich stark auseinandergetreten, in dem mittleren Paare haben sie sich an der linken Seite getrennt und polwärts umgebogen; in dem letzten Paare rechts hat das Messer einen Theil der linken Seite entfernt. — Solche Bilder, wie diese, bekommt man bei Larix freilich nur selten zu sehen, da gewöhnlich die Spaltungsproducte unter dem Einfluss der Reagentien verschmolzen sind und mehr oder weniger verklumpt erscheinen. In der That leisten, wie man hier wieder

deutlich sieht, auch unsere besten Fixirungsmittel noch immer nur unvollkommene Dienste, und hat man die Möglichkeit ihrer störenden Wirkung stets zu berücksichtigen. So pflegt die zweite Längsspaltung, die, wie unsere Figuren 148, 149a und b zeigen, sich bei Larix schon zu Beginn der Metaphasen einstellt, meist erst weit später in den Präparaten kenntlich zu werden. Vielfach sind, wie ich schon bemerkte, die Tochterchromosomenpaare nicht genau in ihrer Mitte an der Spindel befestigt, und dann wird die Trennung im Aequator an der kürzeren Seite früher vollzogen. Das giebt solche Bilder, wie unsere Fig. 150, Taf. III, in welcher auch von einer Längsspaltung noch nichts zu bemerken ist, wohl aber nur deshalb, weil das Fixirungsmittel eine Verschmelzung der Spaltungsproducte veranlasste. — Während der weiteren Bewegung nach den Polen werden aber die Spaltungshälften unter allen Umständen sichtbar, und die Mehrzahl der Bilder sieht dann wie unsere Fig. 151 aus. So auch gelangen die gespaltenen Tochterchromosomen nach den Polen, wobei ihre ursprüngliche Krümmung entweder erhalten bleibt, oder sich mehr oder weniger ausgleicht. Wenn das Tochterchromosom in seiner Mitte befestigt war, so kann das auch noch an den Polen doppelte V ergeben, die nur an der Umbiegungsstelle, wo die Zugfasern ansetzen, zusammenhängen, somit mit ihren Schenkeln spreizen: So an dem Enkelchromosomenpaar links in Fig. 152. Ist der eine umgebogene Doppelschenkel viel kürzer als der andere, so ist auch wohl eine Trennung der Enkelchromosomen an ihm nicht vollzogen, eventuell deren Wiedervereinigung dort erfolgt. Es fällt bei alledem auf, dass im Verhältniss zu der grossen Zahl kreuzförmiger Kernplattenelemente, mit annähernd gleich langen äquatorialen Schenkeln, die gleichspaltig-gleichschenkeligen Enkelchromosomenpaare an den Spindelpolen

zurückstehen. Das hängt augenscheinlich mit der Tendenz der Tochterchromosomen, bezw. Enkelchromosomen, zusammen, ein Ende polwärts einzustellen. Diese Tendenz macht sich an vielen Objecten schon in der Kernplatte geltend, überall dort, wo die Tochterchromosomen ein Ende polwärts richten. Das fällt im Besonderen in solchen Kernplatten wie denjenigen von Tradescantia oder Podophyllum auf, wo ein Theil der elliptischen Kernplattenelemente einseitig geöffnet wird. Es lässt sich wohl annehmen, dass es nicht ein zufälliges, sondern ein bestimmtes Chromosomenende ist, das polwärts eingestellt wird, dass somit eine gewisse Polarität in den Chromosomen herrscht und dass eines ihrer Enden stärker als das andere den Spindelpolen zustrebt. Ebenso wahrscheinlich erscheint es mir, dass es wieder bestimmte Chromosomenden und zwar die bei dem ersten Theilungsschritt polwärts gerichteten sind, welche beim zweiten Theilungsschritt von den Zugfasern erfasst werden und dann bei der Trennung auch wieder voran, den Weg nach den Spindelpolen einschlagen.

Die „vierendigen" Chromosomen an den Spindelpolen bei dem ersten Theilungsschritt von Larix konnten der scharfen Beobachtungsgabe von Belajeff nicht entgehen, doch deutet er sie nicht als Producte einer wiederholten Spaltung, sondern als Figuren, „welche bereits im Stadium des Muttersterns vorhanden waren, aber durch die Umbiegung der kurzen Schenkel während des Auseinandergehens der Segmente maskirt wurden" [1]). Die **X**-förmigen, somit vierschenkeligen Figuren des „Muttersterns" sollen aber nach Belajeff zu Stande kommen, indem zwei längsgespaltene, zu einem Kernplattenelemente verbundene Chromo-

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 32.

somen sich kreuzen. Die X-förmige Figur liegt nach Belajeff in der Aequatorialebene der Kernspindel, wobei zwei ihrer Schenkel, die kürzer sind, der Achse der Kernspindel zugekehrt sein sollen. Ein Vergleich mit unseren Figuren 148—150, Taf. III, lehrt, dass diese Auffassung für Larix nicht zutrifft. Wollte man selbst, was sicher nicht der Fall ist, die Zusammensetzung jedes Kernplattenelements aus zwei längsgespaltenen, mit einander verbundenen Urmutterchromosomen zugeben, so würde doch deren Insertion an der Kernspindel eine ganz andere sein, als es das Belajeff'sche Schema verlangt. Da müssten zum Mindesten die beiden Urmutterchromosomen tangential zur Kernspindel gelagert sein, und jedes seine eine Längshälfte dem einen, die andere dem anderen Pole zukehren. Bei einer Insertion dieser Längshälften in halber Länge an den Zugfasern könnte das in der That doppelte V nach jedem Pol ergeben. Ebensolche doppelte V wären zu gewinnen, wenn man sich, nach dem in letzter Zeit für Lilium giltigen Umbiegungsschema, die längsgespaltenen Mutterchromosomen zusammengeklappt, in halber Entfernung zwischen Umbiegungsstelle und freien Enden von den Zugfasern erfasst und auseinandergezogen dächte. Da würde an dem einen äquatorialen Ende der auseinanderweichenden doppelten V freilich die Umbiegungsstelle liegen, deren gleichzeitige Durchbrechung zu denken wäre. Ich weise auf diese Möglichkeiten hin, die alle von mir erwogen wurden, als mir noch der Einblick in das Gemeinsame aller der hier vorliegenden Erscheinungen fehlte. Diese Möglichkeiten wurden durch die weitere Untersuchung eliminirt und schliesslich die ganze Mannigfaltigkeit einheitlich auf die sich einstellende zweite Längsspaltung zurückgeführt.

Es fiel mir seinerzeit auf, dass die Tochterkerne in

den Pollenmutterzellen von Larix ein relativ weitgehendes Ruhestadium durchmachen. Die Bilder aus dem im Freien gesammelten Material verhielten sich in dieser Beziehung nicht anders als die aus dem künstlich getriebenen gewonnenen, was die Möglichkeit ausschloss, als seien solche ruhenden Tochterkerne in den künstlich getriebenen Blüthen dauernd ausser Thätigkeit gesetzt worden. In Wirklichkeit ist aber auch das, was hier als verhältnissmässig weit vorgerückter Ruhezustand imponirt, nur die Folge einer feinen Ausspinnung der Enkelsegmente. Diese treten aber schon als feine Fäden in die Tochterkernanlage ein, so dass ihre Streckung dort alsbald ein so feines Gefüge ergeben muss. Das Auftreten zahlreicher Kernkörperchen in der Tochteranlage erhöht noch den Eindruck eines vorgerückten Ruhezustandes, während thatsächlich die Anknüpfungspunkte dafür fehlen, dass dieser Zustand hier länger als in anderen Pollenmutterzellen dauern sollte und somit wirklich als vollgiltiger Ruhezustand anzusehen sei.

Für die Beobachtung des zweiten Theilungsschrittes sind die Pollenmutterzellen von Larix nicht eben ein günstiges Object, doch lassen sich auch in ihnen die entscheidenden Bilder auffinden, wenn man ihre Bedeutung bereits kennt. So zeigt unsere Figur 153, Taf. III, ein Stadium der Prophasen des zweiten Theilungsschrittes zu Beginn der Spindelanlage. Die gesonderten, von je zwei Enkelchromosomen gebildeten Schleifen sind zwischen den auftretenden Spindelfasern vertheilt. Die Paarlinge zeigen die bekannten Gestalten; auch eine gekreuzte Gruppe ist unter ihnen vertreten. Die Beförderung nach der Aequatorialebene erfolgt wie sonst, und unsere Figur 154 zeigt die Insertionsstelle der Paarlinge bereits an ihrem Bestimmungsort. In dieser Figur sind die beiden Enkelchromosomen in

jedem Paare leicht unterscheidbar und zum Theil gesondert. An der fertigen Kernplatte haben die Enkelchromosomen sich noch etwas contrahirt und sind meist verschmolzen, was freilich vielfach nur eine Wirkung des Fixirungsmittels ist.

Es musste sehr wünschenswerth erscheinen, auch *Sporenmutterzellen* in den Kreis dieser Untersuchungen zu ziehen. Von denen, die ich bisher prüfte, erwies sich *Osmunda* als das günstigste Object. Ich beschränkte mich auf diese Untersuchung, da sich volle Uebereinstimmung mit den Pollenmutterzellen ergab und damit gestattet war, diese Uebereinstimmung auch für andere Sporenmutterzellen anzunehmen.

Die Sporenmutterzellen von *Osmunda regalis* lassen sich verhältnissmässig gut fixiren. Die Sonderung der Mutterchromosomen, die Trennung ihrer Längshälften, deren Verkürzung, ist in allen Stadien zu verfolgen. Da diese Vorgänge in der nun schon bekannten Weise sich vollziehen, so genügt es, wenn ich auf die Bilder Fig. 173 bis 176 (Taf. IV) hinweise, welche die Zustände gleich nach vollzogener Sonderung der längsgespaltenen Mutterchromosomen (Fig. 173) und die wichtigsten Zwischenstadien bis zur Vertheilung der typisch ausgebildeten ||- V- Y- X- und ()-förmigen Paarlinge an der Kernwandung aufweisen (Fig. 177). Dabei konnte ich hier wiederholt, deutlicher noch als bei *Lilium*, die Vorbereitung zu der zweiten Längsspaltung an den Tochterchromosomen schon in den Prophasen beobachten. Frühzeitig zeigten die Tochterchromosomen hier schon eine regelmässige Sonderung in auf einander folgende Chromatinscheiben (Fig. 173) und hierauf deutlich eine Spaltung innerhalb dieser Scheiben (Fig. 174, 175). Auf den darauf folgenden Zuständen wurde,

wie bei Lilium, dieser begonnene Spaltungsvorgang wieder undeutlich (Fig. 176, 177). Die an der Kernwandung vertheilten Paarlinge (Fig. 177) liessen sich unschwer zählen. Es galt dabei nur, die aus demselben Kern gewonnenen Lamellen in den auf einander folgenden Schnitten wiederzufinden. Ich stellte jetzt, in Uebereinstimmung mit Guignard[1]), 20 bis 22 Paarlinge für jeden Zellkern fest. Meine frühere Angabe[2]), dass diese Sporenmutterzellen nur 12 Kernplattenelemente besitzen, beruhte somit auf einem Irrthum. Als ich jetzt bei meinen Bestimmungen Zahlen erhielt, die zwischen 20 und 22 schwankten, erweckte das naturgemäss in mir die Vorstellung, dass die wirklich vorhandene Zahl 24 betragen müsse und damit an schon bekannte Beispiele anschliesse. Thatsächlich gelang es mir aber in keinem Falle, 24 Chromosomen zu finden, so dass ich mich, mit Guignard, für die Zahl 22 als die zum Mindesten höchste, die hier auftritt, entscheiden muss.

Nach diesen Ergebnissen an den Sporenmutterzellen lag es mir nahe, auch meine älteren Befunde in den Prothallien erneut zu prüfen. Es knüpft sich daran die theoretische Frage nach dem Verhältniss der Chromosomenzahl hier und dort. Ich hatte in den Prothallien seinerzeit nur 12 Chromosomen gezählt. Diese Zahl war, wie die Controllbeobachtungen jetzt zeigen, für die untersuchten Fälle auch wohl richtig. Auch jetzt fand ich wiederholt Theilungsbilder, die kaum mehr als 12 Chromosomen enthielten. In anderen Figuren zählte ich mit annähernder Sicherheit 16 Chromosomen, in anderen schienen deren noch mehr zu sein. Aus diesem Allem geht somit sicher hervor, dass die Kerne des

1) Arch. d'anat. micr., T. II, 1899, p. 477, Anm. 1.

2) Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, p. 827.

Gametophyts von Osmunda keinesfalls mehr Chromosomen als die Sporenmutterzellen führen. Das häufige Auftreten einer geringeren Zahl als in jenen überrascht aber nicht mehr, da wir wissen, dass auch sonst oft in den vegetativen Geweben die Chromosomenzahl nicht streng eingehalten wird. Dass in den vegetativen Geweben des Sporophyts von Osmunda die Chromosomenzahl eine wesentlich grössere als in den Sporenmutterzellen ist, ergiebt sich andererseits schon aus dem Vergleich mit den Figuren, die J. Ellis Humphrey[1]) seinerzeit veröffentlicht hat.

Kurz vor Anlage der Kernspindel erlangen auch in dem primären Kern der Sporenmutterzellen von Osmunda die Paarlinge eine nicht geringe Aehnlichkeit mit „Vierergruppen", freilich nicht in so hohem Maasse, wie sie die Abbildungen von Osterhout für die Sporenmutterzellen von Equisetum aufweisen[2]). Die Kernspindel wird mehrpolig angelegt (Fig. 178) und die Chromosomenpaarlinge entweder an den Enden oder in der Mitte von den Zugfasern erfasst. Demgemäss sieht man an der fertigen Spindel Kernplattenelemente mit nur einer äquatorialen Anschwellung und etwas längeren polaren Abschnitten, so wie auch Kreuze. Die Längsspaltung dieser Elemente liefert dem entsprechende Bilder. Sie wird meist erst in einiger Entfernung von der Aequatorialebene sichtbar und lässt sich am besten wieder in schräger Pol- oder Aequatorialansicht feststellen.

---

1) Nucleolen und Centrosomen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1894, Taf. VI, Fig. 10, und On some Constituents of the Cell, Ann. of Bot., Vol. IX, 1895, Taf. XX, Fig. 8. Besonders die zuerst angeführte Figur.

2) Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 160 und Taf. I.

Die Prophasen in den Tochterkernen nehmen auch durchaus den uns schon bekannten Verlauf. Es sondern sich die Schleifen, werden, so wie es unsere Fig. 181 zeigt, durch die Spindelanlage in die Aequatorialebene eingezogen und bilden dort die Kernplatte, in der die Enkelchromosomen in den Paaren meist parallele Lage aufweisen und ein Bild, wie das unserer Fig. 182, erzeugen. Wie der Vergleich der Bilder lehrt, war das von William C. Stevens untersuchte Farnmaterial, besonders Scolopendrium vulgare, wesentlich ungünstiger für die Entscheidung der schwebenden Fragen, als das hier behandelte. Daher kam es, dass Stevens die zweite Längsspaltung der Chromosomen in die Prophasen der Tochterkerne verlegte[1]). Gary N. Calkins[2]) schloss andererseits aus der Aehnlichkeit, welche die an der Wandung des Mutterkerns in den Sporenmutterzellen der Farne (Pteris tremula, Adiantum cuneatum) vertheilten Paarlinge mit „Vierergruppen“ des Thierreichs zeigen, auf ihren gleichen Ursprung, den er im Sinne der Reductionstheilung deutete[3]). Die Tetrade sollte ihre Entstehung einer Quertheilung in zwei Segmente und einer darauf folgenden Längstheilung dieser in je zwei Hälften verdanken. Der erste Theilungsschritt vertheilt, nach Calkins, die beiden Längshälften der Chromosomen auf die Tochterkerne, der zweite die Querhälften dieser auf die

1) Ueber Chromosomentheilung bei der Sporenbildung der Farne, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 263 und Taf. XV.

2) Chromatin-reduction and Tetrad-formation in Pteridophytes, Bulletin of the Torrey Botanical Club, Vol. XXIV, 1897, p. 101.

3) l. c. p. 107.

Enkelkerne. Da der Ursprung der „Vierergruppen“ in den Sporenmutterzellen ein anderer ist, als Calkins annahm, so fällt auch seine auf diesen Ursprung gegründete Beweisführung. Andererseits erscheint auch die jetzt gewonnene Deutung der den Vierergruppen ähnlichen Gebilde in Sporen- und Pollenmutterzellen der Pflanzen nicht gerade dazu geeignet, die Vorstellung zu stützen, dass aus einem solchen Aussehen allein, auch im Thierreich, schon auf eine Reductionstheilung geschlossen werden dürfte.

Es ist wohl der Ort hier, daran zu erinnern, dass eine zweimalige und zwar besonders rasch auf einander folgende Längstheilung der Chromosomen auch in den Sporenmutterzellen eines Lebermooses beschrieben worden ist. J. Bretland Farmer gab sie in einem interessanten Aufsatze für Pallavicinia decipiens an[1]. In der Sporenmutterzelle dieses Lebermooses bildet sich eine vierpolige Spindel aus. Aus den vier Chromosomen des Mutterkerns gehen durch Längsspaltung acht hervor, dann verdoppeln sie sich noch einmal, worauf die Enkelchromosomen zu je vieren nach den vier Spindelpolen auseinanderweichen und so simultan auf die vier, in vier Ausstülpungen der Mutterzelle bereits vorgebildeten Sporenanlagen vertheilt werden. Ich bemerkte seinerzeit zu der Farmer'schen Schilderung bereits in den „Karyokinetischen Problemen“: „Somit dehnt sich der Vorgang einer doppelten Längsspaltung der Chromosomen nach der Reduction der Chromosomenzahl auch auf Sporenmutterzellen aus“[2]. Ebenso erklärte J. B. Farmer in einem Aufsatze über Sporenbildung und Kerntheilung

---

1) On Pallavicinia decipiens Mitten, Ann. of Botany, Vol. VIII, 1894, p. 48, 49.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, p. 192.

bei den Lebermoosen [1]), dass das Studium dieser Theilungen auch nicht das leiseste Zeugniss zu Gunsten der Annahme abgebe, dass eine Reductionstheilung erfolge.

Ueberblicke ich nunmehr die Resultate, zu denen mich die Untersuchung der Theilungsvorgänge in so zahlreichen Pollen- und Sporenmutterzellen geführt hat, so darf ich wohl behaupten, dass die Hoffnungen, die ich an eine vergleichende Behandlung dieser Vorgänge geknüpft hatte, in Erfüllung gegangen ist. Es gelang, die vorhandenen Verschiedenheiten, welche der Einzelfall bietet und welche eine einheitliche Deutung der ganzen Erscheinung bis jetzt erschwert haben, auf gemeinsame Gesichtspunkte zurückzuführen. Diese lassen sich aber, wie es in solchen Fällen auch sonst zu gehen pflegt, in wenigen Worten zusammenfassen.

Die Eigenart der ersten Kerntheilung, welche auf die numerische Reduction der Chromosomen in Pollen- und Sporenmutterzellen folgt, besteht darin, dass die Tochterchromosomen, die aus der Längsspaltung des Mutterchromosoms hervorgehen, zur frühzeitigen Trennung neigen, und dass sie alsbald eine zweite Längsspaltung eingehen.

Die zweite Kerntheilung, die auf die numerische Reduction der Chromosomen folgt, hat nur noch die Aufgabe, die im ersten Theilungsschritt bereits erzeugten Enkelchromosomen auf die Enkelkerne zu vertheilen.

Durch die zwei Längsspaltungen im ersten Theilungsschritt und die hierdurch für den zweiten Theilungsschritt

1) On Spore-Formation and Nuclear Division in the Hepaticae, Ann. of Bot., Sept. 1895, p. 518.

geschaffenen Bedingungen werden vor Allem die Eigenheiten veranlasst, durch welche beide Kerntheilungen von gewöhnlichen Kerntheilungen abweichen.

Es sei mir gestattet, die Hoffnung auszusprechen, dass auch die auf die numerische Reduction der Chromosomen im Thierreich folgenden beiden Kerntheilungen diese Deutung übereinstimmend zulassen werden. Eine Aufzählung der umfangreichen zoologischen Litteratur über diesen Vorgang wäre hier wohl überflüssig; sie kritisch zu besprechen, fühle ich mich nicht berufen. Ich verweise somit auf die in letzter Zeit vorgenommenen Zusammenstellungen; einerseits die von Guignard gegebene[1]), andererseits diejenige, welche das V. Häcker'sche Buch[2]) „Ueber Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre“ uns soeben bringt.

Die Ursache der raschen Aufeinanderfolge der beiden Längsspaltungen in den Chromosomen, die ihrerseits wieder die rasche Aufeinanderfolge der beiden Kerntheilungen bedingen, muss meiner Ansicht nach in dem vorausgegangenen Reductionsvorgang liegen. Sonst wäre es unbegreiflich, dass die genannten Erscheinungen, sowohl im Thier- wie im Pflanzenreich, stets vereinigt auftreten.

Im Thierreich sind die auf den Reductionsvorgang folgenden Kerntheilungen in Beziehung zur Befruchtung getreten. Sie liefern Producte, die an sich nicht entwicklungsfähig sind und erst durch die Befruchtung Entwicklungsfähigkeit erlangen. Dass aber diese Beziehung zur Befruchtung, wie sie das Thierreich aufweist, nicht als solche im Wesen der auf den Reductionsvorgang folgenden Kern-

---

1) Arch. d'anat. microscop., T. II, p. 493.
2) l. c. p. 161 ff.

theilungen begründet ist, das lehrt in überzeugender Weise das Pflanzenreich. In der That liegen zum Theil die auf den Reductionsvorgang folgenden Kerntheilungen bei den Bryophyten und Pteridophyten weit von der Befruchtung ab und liefern Zellkerne, die zur fortgesetzten Theilung innerhalb einer vollen Generation, derjenigen des die Geschlechtsorgane bildenden Gametophyten, befähigt sind. Die Annäherung der auf die Reduction der Chromosomenzahl folgenden Kerntheilungen an die Befruchtung, die sich bei den heterosporen Pteridophyten allmählich vollzieht und bei den Phanerogamen ihren Höhepunkt erreicht, ist deutlich ein abgeleiteter Vorgang, der einer Reduction der Gametophyten innerhalb dieser Entwicklungsreihe seine fortschreitende Ausbildung verdankt. Durch die neueren Untersuchungen der Thallophyten, in welchen auch die Chromosomenzahl schon Berücksichtigung fand, wird die Vorstellung erweckt, dass bei diesen Pflanzen die numerische Reduction der Chromosomenzahl sich vielfach, vielleicht häufig, bei der Keimung vollzieht. Sie würde alsdann auf die Befruchtung folgen und könnte schlechterdings nicht als ihre Veranlassung gelten. So ist es vor Allem wohl bei den Conjugaten-Algen, wo die Beobachtungen Klebahn's[1]) an Closterium und Cosmarium diese Deutung herausfordern. Die Reduction würde aber auch unter solchen Umständen, wie aus den Begleiterscheinungen hervorzugehen scheint, eine zweimalige Kerntheilung nach sich ziehen. Die Bildung von vier Schwärmsporen bei der Keimung der Zygoten

1) Studien über Zygoten, I, Die Keimung von Closterium und Cosmarium, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891, p. 415. Vergl. auch E. Strasburger, Cytol. Studien, Ueber Befruchtung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 409.

mancher anderer Algen, etwa von Oedogonium[1]), Hydrodictyon[2]), weist vielleicht auch auf einen vorausgegangenen Reductionsvorgang hin. Nicht minder erwecken die Chromosomenzählungen bei Characeen, welche ergeben haben, dass der gesammten Pflanze die gleiche Zahl von Chromosomen wie ihren Geschlechtsproducten zukommt[3]), die Vorstellung, dass eine Reduction bei der Keimung, oder weiterhin am Vorkeim bei Anlage der gegliederten Pflanze, stattfinden müsse. Eine Reduction bei der Keimung nimmt Dangeard auch für Chlorogonium an, weil dessen Gameten ebenso viel Chromosomen wie die ungeschlechtlichen Schwärmsporen aufweisen[4]). Aus den Beobachtungen von Klebahn[5]) geht bestimmt hervor, dass die Zellkerne von Sphaeroplea annulina ohne vorausgegangene Theilung in die Bildung der Eier eingehen, also zu Eikernen werden, die Bildung dieser Eikerne somit ohne Reductionsvorgang erfolgt. Dasselbe lässt sich für die Zellkerne der copulirenden Zellen

---

1) Pringsheim, Morphologie der Oedogonien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. I, 1858, S. 56; Juranyi, Beitrag zur Morphololologie der Oedogonien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IX, 1873—74, Taf. III.

2) Vergl. die Abbildungen bei Pringsheim, Ueber die Dauerschwärmer des Wassernetzes, Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1861, und Gesammelte Abh., Bd. I, Taf. III, Fig. 5 bis 8.

3) Bronisław Dębski, Cytol. Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 242 und Georg Götz, Ueber die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen, Bot. Ztg., 1899, Originalabh. p. 9.

4) Mémoire sur les Chlamydomonadinées, Le Botaniste, Série VI, 1898, p. 266.

5) Die Befruchtung von Sphaeroplea annulina, Botanische Unters., Schwendener dargebracht, 1899, p. 88.

von Spirogyra annehmen und wohl auch für Vaucheria. Bei letzterer wandern zahlreiche Kerne in die Oogonium-Anlage ein, verlassen sie aber wieder bis auf einen[1]), der in dem Oogonium verbleibt und zum Eikern wird. Dass er einem Reductionsvorgang seine Entstehung verdanke, ist kaum anzunehmen[2]), ja er zeichnet sich alsbald durch bedeutendere Grösse und reichlicheren Inhalt von den übrigen Kernen des Fadens aus.

Da sicher feststeht, dass bei den Bryophyten und den Pteridophyten die numerische Reduction der Chromosomen und damit auch die der folgenden beiden Theilungsschritte am Anfang einer Entwicklungsreihe liegen, die zellenreiche Gametophyten liefern kann, so darf auch nicht der Schwerpunkt jener beiden Kerntheilungen in eine Verminderung der Kernsubstanz verlegt werden. Diese Annahme könnte nur zutreffend erscheinen, wenn in allen Fällen jene Kerntheilungen einen Mangel hervorbrächten, durch welchen das Bedürfniss nach Befruchtung erweckt würde. Doch zu Beginn einer Entwicklungsreihe, die einen vielzelligen Gametophyten liefern soll, könnten Kerntheilungen, die einen solchen Substanzmangel und ein daraus entstehendes Ergänzungsbedürfniss verursachen, schwerlich am Platze sein. Damit möchte ich nicht behaupten, dass diese an die numerische Chromosomenreduction anschliessenden, rasch auf einander folgenden Kerntheilungen nicht zur Substanzreduction in einer den Eintritt der Befruchtung fördernden Weise verwerthet worden seien. Dieser Fall scheint bei den Metazoen in der That vorzuliegen. Er stellt dann aber eine abgeleitete Einrichtung vor, die nicht an das Wesen der auf

---

1) Oltmanns, Ueber die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria, Flora, 1895, p. 395.

2) Oltmanns, l. c. p. 401.

die numerische Chromosomenreduction folgenden Kerntheilungen als solche gebunden ist, vielmehr erst secundär sich ausbildete. Wo die Geschlechtsproducte, wie bei manchen Pilzen, vielen Algen, den Characeen, Bryophyten und Pteridophyten, ohne numerische Reduction der Chromosomen erzeugt werden, muss ein entsprechender Zustand, der das Befruchtungsbedürfniss schafft, auf andere Weise erlangt werden. Da sind es gewöhnliche Kerntheilungen ohne vorausgegangene Chromosomenreduction, die, unter bestimmten Bedingungen sich vollziehend, ein solches Bedürfniss veranlassen. Daher ich in Betreff der numerischen Reduction der Chromosomen auch jetzt noch an der phylogenetischen Deutung festhalte, in ihr nicht die Ursache, vielmehr eine Folge der Befruchtung erblicke und ihren Schwerpunkt in die Herstellung der ursprünglichen Chromosomenzahl verlege[1]). Die beiden auf die numerische Reduction der Chromosomen folgenden Kerntheilungen bin ich hingegen geneigt, als einen an diese Reduction correlativ geknüpften Vorgang aufzufassen.

Meine Auffassung geht also auch jetzt dahin, dass der Vorgang der numerischen Reduction der Chromosomen seinem Ursprung nach auf die Befruchtung folgte, erst durch sie veranlasst war und bei seiner Entstehung wohl zu Beginn der Entwicklung des Befruchtungsproductes sich vollzog. Ich machte früher auch schon darauf aufmerksam, wie schwer es sein würde, sich den Ursprung des Reductionsvorganges so vorzustellen, dass er vor der Befruchtung, also gewissermaassen in Vorahnung des Vorganges, der ihm folgen

---

1) Ueber die periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen, Biol. Centralblatt, Bd. XIV, 1894, p. 817.

sollte, sich ausgebildet habe[1]). Andererseits erscheint die Annahme ganz einleuchtend, dass die durch den Befruchtungsvorgang geschaffene zu grosse Chromosomenzahl die Veranlassung zu einer Verminderung dieser Zahl und somit zu dem Reductionsvorgange geworden sei. Die bisherigen Erfahrungen bei den niederen Gewächsen sprechen entschieden für diese Vorstellungen, die freilich erst durch weitere Untersuchungen gestützt werden müssen. Wo der Reductionsvorgang sich gleich zu Beginn der Entwicklung des Befruchtungsproductes vollziehen würde, da könnte wohl auch das Eintreten von Parthenogenesis erleichtert sein. Denn dann würde ja in dem Entwicklungsgang der Species eine Generation fehlen, deren Ausgestaltung an eine doppelte Chromosomenzahl gebunden wäre, wie sie nur der Befruchtungsvorgang schafft. Freilich bliebe wohl auch in solchen Fällen der Eintritt der Parthenogenesis meist von einer nicht zu weit gegangenen Erschöpfung der Geschlechtsproducte durch vorausgegangene Kern- und Zelltheilungen, und ihre nicht zu weit fortgeschrittene Arbeitstheilung abhängig. Wo die Differenzirung der Geschlechtsproducte wenig fortgeschritten ist und zugleich die Erschöpfung der Anlagen nicht gross, da mag dann Parthenogenesis unter förderlichen Einflüssen so leicht sich einstellen, wie es nach den Beobachtungen von Klebs[2]) bei Protosiphon, bei Conjugaten, oder bei Ulothrix der Fall ist. Der Eintritt der Parthenogenesis bei Chara crinita könnte dadurch gefördert sein, dass die gesammte Pflanze dieselbe Zahl von Chromosomen wie ihre Ge-

---

1) Ueber Befruchtung, Cytol. Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 406.

2) Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896, p. 209, 245, 260, 321.

schlechtsorgane führt, wo Befruchtung bei Charen stattgefunden, der Reductionsvorgang der Befruchtung daher wohl alsbald folgt. Bei Metazoen mögen, wie es für bestimmte Fälle angegeben wurde[1]), andere Vorgänge den Befruchtungsvorgang ersetzen können und auf parthenogenetischem Wege die nöthige Chromosomenzahl für eine auf doppelte Chromosomenzahl angewiesene Generation liefern[1]). Dass übrigens bei Pflanzen, unter Umständen, wenn auch nicht mit Verwerthung des Eies, die Schwierigkeit einer zu geringen Chromosomenzahl auf vegetativem Wege überwunden werden kann, zeigen manche Fälle von Apogamie. So vermag aus dem mit einfacher Chromosomenzahl ausgestattetem Gametophyt der Farne der mit einer doppelten Chromosomenzahl versehene Sporophyt hervorzusprossen. Der Verwendung des Eies zur parthenogenetischen Entwicklung treten bei den Metaphyten jedenfalls besonders grosse Hindernisse entgegen; es muss durch irgend einen Fehlbetrag an der weiteren Entwicklung verhindert sein. Denn nur eine einzige Angabe liegt vor, die so lautet, dass sich annehmen lässt, es werde bei ihr in der That dieses Hinderniss überwunden, es ist das die von Juel geschilderte parthenogenetische Entwicklung des Eies von Antennaria alpina[2]).

Schon in meinem Aufsatz über periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen

---

1) So nach A. Brauer bei Artemia salina durch Vereinigung des Kernes des zweiten Richtungskörpers mit dem Eikerne. Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIII, 1893, p. 162.

2) Parthenogenesis bei Antennaria alpina, Bot. Centralbl., Bd. LXXIV, 1898, p. 369.

suchte ich die Ansicht zu begründen, dass die in jedem Geschlechtskern vertretene Zahl der Chromosomen nicht eine reducirte sei, vielmehr die dem Organismus ursprünglich zukommende Zahl vorstellt[1]). In einem noch älteren Aufsatz knüpfte ich an Ulothrix an, um es wahrscheinlich zu machen, dass durch bestimmte, über eine gewisse Grenze hinaus fortschreitende Theilungen, ein Mangel geschaffen wird, der diese Theilungsproducte an einer selbständigen Weiterentwicklung verhindert und die Vorbedingungen für die Befruchtung schafft[2]). In meinem Aufsatz über Befruchtung[3]) war ich bemüht, diesen Gedanken weiter zu begründen und durch neue Beispiele zu stützen. Der bei Ausbildung der Geschlechtsproducte sich einstellende Mangel könnte, so meinte ich, als Reizursache wirken und Vorgänge auslösen, die zu ihrer Vereinigung, also einem Befruchtungsvorgang führen. Diese Tendenz sich zu ergänzen, die den Geschlechtsproducten innewohnt, hat Dangeard neuerdings mit dem Hunger verglichen[4]). Die Gameten seien hungrige Schwärmsporen (des zoospores ordinaires affamées), die Befruchtung daher eine sexuelle Autophagie (autophagie sexuelle). „Die beiden Gameten, falls man", so schreibt Dangeard, „einen so bestimmt lautenden Ausdruck benutzen will, fressen sich gegenseitig auf" [5]). Gegen diese Vorstellung, sobald sie mehr als ein

---

1) Biol. Centralbl., Bd. XIV, 1894, p. 817.

2) Schwärmsporen, Gameten und pflanzliche Spermatozoiden, 1892, p. 88, 96.

3) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 408.

4) Mémoire sur les Chlamydomonadinées, Théorie de la sexualité, Le Botaniste, Série VI, 1898, Sep.-Abdr. Théorie de la sexualité, p. 1.

5) Sond.-Abdr. p. 14.

blosses Gleichniss sein will, müssten sehr bestimmte Einwände erhoben werden. Denn ein Organismus, der von einem anderen gefressen wird, vereinigt sich nicht mit ihm als Organismus, er büsst vielmehr seine Organisation ein, und nur die Stoffe seines Körpers dienen dem anderen als Nahrung. Zwei Organismen können einander gleichzeitig überhaupt nicht auffressen, da hiermit beide ihre Organisation einbüssen müssten, also aufhören würden, als Organismen fortzubestehen. Doch diese Art des sich gegenseitigen Auffressens kann Dangeard auch nicht meinen, da er weiter in seinem Aufsatz betont, dass in der „autophagie sexuelle" der wichtigste Vorgang die Kernverschmelzung sei[1]). Bei dieser kann es sich ja schlechterdings nicht um das gegenseitige sich auffressen der Kerne handeln, sondern um ihre organische Vereinigung. In vorausgehenden Stellen wird freilich entwickelt, dass bei der isogamen geschlechtlichen Reproduction alles sich so abspielt, als wenn der eine Gamete dem anderen als Nahrung dienen möchte. Dadurch wurde eine gewisse Energiemenge verfügbar, welche die nachträgliche Entwicklung der Zelle ermöglicht. Bei der heterogamen geschlechtlichen Reproduction hätten aber die beiden Gameten nicht mehr den gleichen Hunger; es fehle dem weiblichen Gameten manchmal nur an Energie, während es dem männlichen Gameten an nothwendigen Substanzen für die Assimilation ermangle. Die Beibringung der Energie biete an sich selbst nichts, was zur Charakterisirung der Sexualität dienen könnte; im Grunde genommen sei es ziemlich gleichgiltig, ob sie vom Lichte, der Wärme, der Elektricität, einem beliebigen Nahrungsstoffe, oder dem Protoplasma der männlichen Gameten herrühre[2]). Ich habe

1) Sond.-Abdr. p. 20.
2) Sond.-Abdr. p. 16.

meinerseits[1]) die Ansicht ausgesprochen und an bestimmten Beispielen zu bekräftigen gesucht, dass es in den isogamen Gameten zunächst im gleichen Maasse an Kinoplasma für die Weiterentwicklung fehle, dass mit Ausbildung der Oogamie eine Arbeitstheilung in der Weise sich vollziehe, dass der Mangel in den beiden Geschlechtsproducten ein verschiedener werde und zwar in den männlichen das Trophoplasma, in den weiblichen das Kinoplasma betreffe. Es fehle an den Anlagen für beide Substanzen, die daher durch Ernährung auch nicht beigebracht werden könnten, was die Parthenogenese unmöglich mache. Dagegen könne wohl bei den Isogamen unter Umständen noch parthenogenetische Entwicklung erfolgen, da alle Anlagen im Protoplasten für diese vorhanden sind und nur ihre Schwächung die isolirte Weiterentwicklung verhindere. Besonders günstige Ernährung oder anderweitige Zufuhr von Energie könnte dann in der That den Impuls für Parthenogenese abgeben. Bei den Oogamen dürften wohl aber überall, wo Parthenogenese sich einstellt, besondere organische Vorgänge ihr vorausgehen, welche das Ei entweder in entsprechender Weise ergänzen wird, oder die zuvor schon verhindern, dass dem Ei die zu seiner Weiterentwicklung sonst nothwendigen Bestandtheile fehlen.

Ein chemotaktischer Reiz ist es, der, wie seit Pfeffer[2]) bekannt, die Geschlechtsproducte zusammenführt, das Bedürfniss nach Ergänzung andererseits, das hierauf ihre Verschmelzung veranlasst. Dieses als Mangel empfundene Be-

---

1) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 96; Ueber Befruchtung, p. 408.

2) Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize, Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, Heft III, 1884, p. 363.

dürfniss wirkt als Reiz ein. Es ist, meiner Ansicht nach, jener Reihe von Erscheinungen anzuschliessen, die Pfeffer[1]) als Regulationsvorgänge bezeichnet, und von denen es bei ihm heisst, dass sie das ganze Getriebe im Organismus, auch im einzelnen Protoplasten, lenken. „Nachweislich wird vielfach durch Mangel oder Ueberschuss, oder allgemeiner gesagt, durch Störung des Gleichgewichts eine Reizung erzielt“ und „durch die Inanspruchnahme und das Bedürfniss zugleich die Ursache zur Befriedigung des Bedürfnisses geschaffen“.

Dangeard vertritt in seiner theoretischen Erörterung der Befruchtungsvorgänge, ebenso wie ich, die Auffassung, dass die Chromosomenzahl der Geschlechtsproducte als die ursprüngliche, und nicht als eine reducirte, zu gelten habe. Ausserdem äussert Dangeard zum ersten Mal Ansichten über das Verhältniss der Chromosomenreduction zur Parthenogenesis, mit welchen meine hier entwickelten Vorstellungen in vielen Punkten übereinstimmen.

Die Aehnlichkeit, welche die auf den Reductionsvorgang folgenden Kerntheilungen im Thier- und Pflanzenreich in ihrem Aussehen zeigen, ist schon von so verschiedenen Seiten hervorgehoben worden[2]), dass sie als allgemein anerkannt gelten kann.

Zu den Uebereinstimmungen der Erscheinungen bei der ersten Kerntheilung gehört aber auch, wie schon Valentin Häcker[3]) betont hat, die „Neigung zum weiten Ausein-

1) Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, 1897, p. 25.

2) Vergl. insbesondere Valentin Häcker, Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen, Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897, p. 689.

3) l. c. p. 697, 698.

anderrücken der Schwesterfäden, eine Erscheinung, deren Eigenthümlichkeit um so mehr hervortritt, wenn man bedenkt, dass bei den meisten anderen Objecten die Entfernung der Schwesterfäden von einander erst während der Metakinese erfolgt". „Diesem Auseinanderweichen der Spalthälften", fügt dann V. Häcker hinzu, „scheinen aber irgendwelche zusammenhaltende Kräfte entgegenzuwirken, und so sehen wir denn überaus häufig, dass sich die weit ausbiegenden Schwesterfäden beiderseits mit ihren Enden zusammenlegen und so die bekannten Ringfiguren bilden, oder aber, dass sie sich — was für die betreffende Periode kaum weniger charakteristisch ist — gleichzeitig an mehreren Punkten nähern und berühren und so zur Bildung von eigenthümlichen Achter- und Ueberkreuzungsfiguren führen."

Die Aehnlichkeit der Bilder der auf den Reductionsvorgang folgenden Kerntheilungen im Thier- und Pflanzenreich war mir schon lange aufgefallen, doch in keinem Falle mit solcher Deutlichkeit, wie bei der Untersuchung der Pollenmutterzellen von Tradescantia. Die Vorgänge, die in dem primären Kern der Pollenmutterzellen von Tradescantia auf den Reductionsvorgang folgen, decken sich in der That fast vollständig mit den von Flemming[1]) und neuerdings auch von Meves[2]) in den Spermatocyten von Salamandra angestellten Beobachtungen. Nach Flemming's vor bereits mehr als zehn Jahren veröffentlichter Schilderung[3]) wird die „heterotypische" Theilung in den

1) Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887, p. 389.

2) Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane von Salamandra maculosa, Archiv für mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897, p. 1.

3) l. c. p. 406.

Spermatocyten von Salamandra dadurch eingeleitet, dass die Längshälften der Mutterchromosomen sich mit Ausnahme ihrer Enden von einander trennen und so völlig geschlossene Schleifen entstehen. Die Endverschmelzung ist so gründlich, schreibt Flemming, dass ihre Stelle gar nicht erkennbar bleibt und dies erst später in der Tonnenform durch äquatoriale Anschwellungen wird. Dem Flemming'schen Bild, dass die geschlossenen Schleifen zeigt[1]), sind unsere Figuren 83 und 84, Taf. II, von Tradescantia überaus ähnlich. Nach Anlage der Spindel macht es bei Salamandra „den Eindruck, als würde durch richtende Kräfte, die von der achromatischen Kernspindel oder ihrem Innern ausgehen, das chromatische Geschlinge über die Spindel gezerrt und gespannt und allmählich ihren Reifen entsprechend gerichtet, so dass ein chromatischer Fadenzug an einer achromatischen Faser entlang zu liegen kommt". „Mit vollständiger Sicherheit kann man bei einem Theile der Fäden sehen, dass sie vollständig geschlossene Schlingen bilden, deren zwei Schenkel an den Polseiten winklig in einander umbiegen und im Aequator fortlaufend zusammenhängen. Im Aequator zeigen diese Zusammenhangsstellen vielfach eigenthümliche Anschwellungen." ... „In denselben Figuren, wo dies an den einen Fadenschlingen vorliegt, finden sich aber an anderen vielfach an derselben Stelle Unterbrechungen." ... „Es sind zum Theil wahre Discontinuitäten des ganzen Fadens, zum Theil nur des Chromatins in dem Faden, indem sich oft noch ein untingibler Strang als Verbindungsbrücke wahrnehmen lässt. Diese Stellen entsprechen meistens der Aequatorialebene, hie und da liegen sie auch etwas von ihr entfernt." — Also bis in die Einzelheiten hinein ähnliche

---

1) l. c. Taf. XXIII, Fig. 9.

Bilder wie bei Tradescantia. — Dann bilden sich bei Salamandra immer zahlreichere Unterbrechungen der Fäden in der Aequatorialebene aus[1]), und schliesslich ist jede Schlinge im Aequator in zwei zerlegt, die sich allmählich polwärts begeben, wobei vielfach der eine Schenkel der Schleife sich verkürzt und verdickt, auch nach auswärts umklappt, auch wohl so umgebogen wird, dass er fast in der Richtung der Spindelfasern am Pole hervorragt. In den Dyastern spalten sich hierauf die Fadenschleifen der Länge nach[2]). Flemming erschien seinerzeit diese zweite Längsspaltung als ein „sonderbarer und einstweilen unerklärlicher Vorgang", jetzt wird sie, so im Besonderen auch von Meves[3]), als Vorbereitung für die nächstfolgende Kerntheilung gedeutet. Meves hat in seiner diesbezüglichen Arbeit die Angaben von Flemming über die zu dieser zweiten Längsspaltung führenden Stadien bestätigt, selbstverständlich mit jenen Modificationen in der Einzelbeobachtung, wie sie sich naturgemäss aus dem Fortschritt der technischen Hülfsmittel und unserer karyokinetischen Kenntnisse ergeben. Auch hebt Meves noch besonders hervor[4]), dass „jeder Reif so über die Spindel geschlungen wird, dass je ein Secundärfaden auf eine Polseite gezogen wird, also die Mitte jedes derselben zu der Stelle der polaren Umknickung wird, die Verbindungsstelle der Fadenenden aber in den Aequator zu liegen kommt". — Wie aus den Figuren von Flemming[5]) und Meves[6]) hervorgeht, voll-

1) Flemming, l. c. p. 412, 413.
2) l. c. p. 414.
3) Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, p. 43.
4) l. c. p. 40.
5) l. c. Taf. XXIV, Fig. 26.
6) l. c. Taf. IV, Fig. 58.

zieht sich in den Spermatocyten von Salamandra die Längsspaltung der Tochterchromosomen früher als in den Pollenmutterzellen von Tradescantia, schon zu Beginn des Auseinanderweichens. Bei Tradescantia wird sie erst in vorgerückten Metaphasen kenntlich. Auch sind die Tochterchromosomen von Salamandra während ihrer Längsspaltung weit gestreckter und ihre Längshälften parallel, während die Tochterchromosomen von Tradescantia kurz und dick bleiben, ihre Längshälften nur an den freien Enden auseinanderweichen, an ihren Umbiegungsstellen sich aber meist nicht trennen und daher)(-förmige Gestalt zeigen[1]). Doch das sind geringfügige Abweichungen, die in keiner Weise das Bild der auffallenden Uebereinstimmungen trüben, die sich auf diejenigen Vorgänge erstrecken, in denen der Schwerpunkt der ganzen Erscheinung liegt. Da sich diese Vorgänge an so entlegenen Orten des organischen Reiches decken, so ist an ihrer allgemeinen Bedeutung nicht mehr zu zweifeln. Da andererseits die Richtigkeit der Beobachtungen auch durch diese Uebereinstimmungen jetzt gestützt erscheint, so dürfte wohl meine zuvor ausgesprochene Hoffnung berechtigt erscheinen, dass wir nunmehr einer Lösung der Widersprüche, die so lange die Frage der „Reductionstheilung“ umgeben haben, entgegengehen. Denn auch der von Belajeff erhobene Einwand, dass die von Flemming bei Salamandra als wiederholte Spaltung gedeuteten Figuren nicht als solche gelten könnten[2]), lässt sich jetzt nicht mehr aufrecht halten. Belajeff selbst verglich diese Flemming'schen Figuren mit den vierendigen Chromosomen, wie sie die Pollenmutterzellen von Larix

1) Vergl. unsere Figuren 93 bis 95, Taf. II.

2) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 32.

in den Metaphasen des ersten Theilungsschrittes aufweisen. Von letzteren nahm er aber an, dass sie „nicht in Folge wiederholter Spaltung auftreten, sondern vielmehr wieder erscheinende X-förmige Figuren darstellen, welche bereits im Stadium des Mutterkerns vorhanden waren, aber durch die Umbiegung der kurzen Schenkel während des Auseinanderweichens der Segmente maskirt wurden“ — während wir umgekehrt festgestellt zu haben meinen, dass sie in der That aus einer zweiten Längsspaltung hervorgehen.

Auch bei dem zweiten Theilungsschritt in den Spermatocyten von Salamandra findet eine weitere Längsspaltung der Chromosomen nicht mehr statt, sondern nur die Vertheilung der in der Metaphase des ersten Theilungsschrittes erzeugten Enkelchromosomen auf die Enkelkerne. Darin, also somit wieder in dem entscheidenden Punkte, ist volle Uebereinstimmung mit dem zweiten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen von Tradescantia gegeben, während die Wege, die zu dem gleichen Ziele führen, etwas andere sind. Denn es wird nach Meves[1]) die Längsspaltung, die im Dyasterstadium des ersten Theilungsschrittes bei Salamandra sich vollzogen hatte, im Spiremstadium der Tochterkerne wieder völlig undeutlich. Ohne eigentliches Ruhestadium stellen sich hierauf die Prophasen des zweiten Theilungsschrittes ein, wobei die zuvorigen Längshälften der Chromosomen wieder sichtbar werden. Es erfolgt eine rasche frühzeitige Lostrennung dieser Längshälften von einander, so dass sie nur durch je einen Lininfaden verbunden bleiben. So werden sie in den Aequator der Spindel eingestellt und von dort aus nach den Spindelpolen zur Anlage der Enkelkerne befördert.

---

1) l. c. p. 43, 61.

Meves sprach sich auf Grund dieser Beobachtungen an den Spermatocyten von Salamandra gegen die „Reductionstheilung" im Thierreich aus. Die Schlussfolgerung ist jetzt auch mit weiterer Begründung auf das Pflanzenreich auszudehnen. Die Angaben, welche jetzt noch gegen eine solche Verallgemeinerung im Thierreich sprechen, will ich hier nicht erörtern und nur hinzufügen, dass neuerdings auch Carnoy sich ganz entschieden für eine zweimalige Längstheilung der Chromosomen in der Oogenese der Batrachier erklärt hat[1]). Nicht minder nahm er auf Grund der Grégoire'schen Präparate an, dass auch eine doppelte Längsspaltung in den Pollenmutterzellen der Liliaceen erfolge[2]).

Die Vorgänge, die bei der ersten Kerntheilung in Pollenmutterzellen sich abspielen, wurden, noch vor der vollen Klarlegung des Vorgangs, mit Flemming's „heterotypischer" Kerntheilung verglichen[3]). In der That mussten gewisse Aehnlichkeiten schon auffallen, ungeachtet die Uebereinstimmung in der zweiten Längsspaltung noch nicht erkannt war. Von letzterer sah man zunächst ab, wodurch freilich auch die Berechtigung zur Benutzung der Flemming'schen Bezeichnung fraglich erscheinen konnte. Denn als besondere Merkmale der heterotypischen Kerntheilung giebt Flemming[4]) an: „dass 1) die Knäuelform nie so

---

1) La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, La Cellule, T. XVI, 1899, p. 359 ff.

2) l. c. p. 306.

3) J. Bretland Farmer and J. E. S. Moore, On the essential Similarities existing between the heterotype nuclear Divisions in Animals and Plants, Anat. Anzeiger, Bd. XI, 1895, p. 71.

4) Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887, p. 448.

dicht ist wie bei anderen Zellarten; 2) die Schwesterfäden, in welchen die Segmente sich spalten, mit den Enden zunächst bis in die Metakinese an einander haften; 3) die monocentrische Form (Aster) kurzdauernd ist und wegen gewundener Fädenlage einen radiären Bau nur undeutlich zeigt; 4) das Endstadium der Metakinese (hier Tonnenform) sehr prolongirt ist und (vermöge des erwähnten Zusammenhaftens der Fädenenden) einen sehr eigenthümlichen Habitus hat; endlich dass 5) eine einstweilen unverständliche zweite Längsspaltung der Fäden in Dyaster auftritt".

Da sich seitdem auch eine zweite Längsspaltung der Chromosomen für die erste Kerntheilung in den Pollen- und Sporenmutterzellen ergeben hat, so haben wir nunmehr in der That allen Grund, sie in Flemming'schem Sinne als heterotypisch zu bezeichnen.

Der Schwerpunkt der heterotypischen Kerntheilung liegt in den beiden Längsspaltungen, nicht etwa, wie es Belajeff neuerdings zu begründen suchte [1]), in der Form der Chromosomen. Belajeff meint, die Resultate zu denen die Botaniker bezüglich der Reductionstheilung gelangt seien, wären verschuldet durch ungenaue Vorstellungen über die Theilung der vegetativen Kerne, und hätten die genügende Ausnutzung der gemachten Beobachtungen verhindert [2]). Die Chromosomen der vegetativen Kerne stellen nach Belajeff ein Band dar, das genau in der Mitte an dem „Achromatinfaden" befestigt und an dieser Stelle umgebogen ist. Die Trennung der beiden Tochterchromosomen liefert U-förmige Gebilde, die auseinandergehen, um an

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 348; 1898, p. 29.

2) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 28.

den beiden Polen der Kernspindel Tochtersterne zu bilden. „Eine ganz andere Form hat das Chromosom bei der heterotypischen Kerntheilung.“ Die Chromosomen stellen alsdann **V**- **Y**- und **X**-förmige Figuren dar, die bei dem Auseinanderweichen „Tochter-Chromatinsegmente“, von eben derselben Form wie die „Muttersegmente“, liefern [1]. — Zu der Gestalt der Chromosomen in Gewebekernen will ich mich später äussern, hier nur bemerken, dass die Gestalt, welche Belajeff für sie in Anspruch nimmt, auch für die heterotypischen Kerntheilungen durchaus nicht ausgeschlossen erscheint. In der That können auch bei der heterotypischen Theilung die Chromosomenpaare in ihrer Mitte von den Zugfasern erfasst werden und bei ihrem Auseinanderweichen **U**-förmige, einen Bogen und nicht einen Winkel aufweisende Elemente liefern. Die zweite Längsspaltung liegt dann in der Ebene der beiden Schenkel dieser Figur. So traten uns im Besonderen in ihrer Mitte inserirte Paarlinge oft in der Kernplatte der primären Kerne der Pollenmutterzellen von Allium fistulosum (Fig. 138, 140, Taf. III) entgegen, und aus ihnen, so wie aus den elliptischen Kernplattenelementen der primären Kerne der Pollenmutterzellen von Tradescantia, gingen **U**-förmige Tochterchromosomen hervor (Fig. 89, 90). Dass im Besonderen für Tradescantia das für die heterotypische Gestalt der Chromosomen von Belajeff aufgestellte Schema nicht zutrifft, erweisen wohl unsere Figuren (Fig. 86—88, Taf. II); es lässt dieses Schema sich überhaupt nur auf vereinzelte Fälle der heterotypischen Theilung anwenden, auch wenn man von dem Umstande absieht, dass Belajeff ausserdem jedes Kernplattenelement aus zwei unter sich

1) Ber. d. deutsch. Gesellch., 1898, p. 31.

verbundenen Mutterchromosomen zusammengesetzt sich denkt. — Eine vergleichende Untersuchung der heterotypischen Theilungsart im Pflanzenreiche lehrt, dass die Gestalt und Insertion der Chromosomen bei dieser Theilungsart dort eine durchaus verschiedene sein kann. Gemeinsam bleibt nur allen heterotypischen Kerntheilungen die frühzeitige Längsspaltung der Mutterchromosomen, die Neigung zur baldigen Trennung der Tochterchromosomen, die starke Verkürzung und darauf folgende Vertheilung der Paare in gegenseitigem Abstand an der Kernwandung, die Längsspaltung der Tochterchromosomen und theilweise Trennung der so erzeugten Enkelchromosomen in den Metaphasen.

Als ein Hauptkennzeichen derjenigen Kerntheilung, die auf die heterotypische folgt, hat Flemming[1]) die frühzeitige völlige Lostrennung der „Schwesterfäden der Längsspaltung" bezeichnet. Er nannte diese Kerntheilung die homöotypische. Jetzt müssen wir den Schwerpunkt dieser Kerntheilung in den Umstand verlegen, dass sie ohne eine ihr eigen zukommende Längsspaltung der Chromosomen vor sich geht. Die von dem vorausgehenden Theilungsschritt überwiesenen, für diese Kerntheilung vorbereiteten Enkelchromosomen treten an pflanzlichen Objecten bereits gesondert, nur an den Polenden vereint, aus dem Tochterknäuel hervor, und sie erfahren auch an thierischen Objecten eine frühzeitige Trennung. Ist jetzt aber auch der Schwerpunkt dieser Kerntheilung aus der frühzeitigen Sonderung der Chromosomen in das Fehlen einer Längsspaltung verlegt, so können wir immerhin die von Flemming gewählte Bezeichnung „homöotyp" für sie beibehalten. Denn diese Kern-

1) l. c. p. 449.

theilung weicht von gewöhnlichen Kerntheilungen ab und verdient somit unter allen Umständen einen eignen Namen.

Diesen beiden auf die numerische Reduction der Chromosomen folgenden Kerntheilungen: der heterotypischen und der homöotypischen, wollen wir die gewöhnlichen Kerntheilungen, die mit Chromosomenreduction nichts zu thun haben, kurzweg als typische gegenüberstellen.

In seinem die „Streitfragen in den Untersuchungen über Karyokinese" behandelnden Aufsatze bemerkt Belajeff, dass die Chromosomen der „vegetativen Kerntheilung" im Stadium des Muttersterns, im Gegensatze zu meiner Meinung, aus zwei gleich langen Zweigen bestehen [1]). In seinem letzten Aufsatze wiederholt Belajeff diese Angabe, mit der Betonung, dass ich „irrthümlicher Weise fortwährend angebe", dass die Chromosomen der vegetativen Kerntheilung zwei ungleich lange Schenkel haben [2]). Indem Belajeff die befruchteten, sich theilenden Kerne der Eizelle von Picea zur Beobachtung auswählte, „bei welchen die Chromosomen ausserordentlich dünn und lose gelagert sind", überzeugte er sich, dass diese Chromosomen ein Band darstellen, „welches genau in der Mitte an dem Chromatinfaden befestigt und an dieser Stelle umgebogen ist". Ferner constatirte Belajeff an Mikrotomschnitten, „dass die Chromosomen der Kerne im Wandbelege des Embryosackes bei Fritillaria und in den Kernen der Wurzelspitzen von Lilium, Pisum, Faba, Ephedra etc. genau dieselbe Form zeigen. Die Chromosomen bilden im Stadium des Muttersterns zwei Reihen, wobei entweder die beiden Chromosomenzweige

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 348.

2) l. c. 1898, p. 30.

in einer Reihe liegen, oder aber ein Zweig liegt in der einen und der andere in der anderen Reihe, oder endlich ein Zweig befindet sich in einer Reihe, während der andere in der Aequatorialebene der Spindel liegt" ... Die Trennung der Schwesterchromosomen beginnt an ihrer Insertionsstelle am Achromatinfaden und setzt sich allmählich nach den freien Enden fort. Schliesslich bilden sie rhombische Figuren und gehen in **U**-förmiger Gestalt auseinander. In dem älteren Aufsatz hebt Belajeff[1]) als Unterschied dieser Theilung gegen die heterotypische in den Pollenmutterzellen bereits hervor, dass die den Polen zugekehrten Winkel der Rhomben in den „vegetativen Kernen" abgerundet sind, **U**-förmig, während sie beim ersten Theilungsschritt in den Pollenmutterzellen **V**-Form besitzen. Weil man aber bisher „ungenaue Vorstellungen" über die Form der Chromosomen bei der vegetativen Kerntheilung gehabt hätte[2]), wäre eine erschöpfende Ausnutzung der Beobachtungsergebnisse für die richtige Beurtheilung der in Pollenmutterzellen sich abspielenden Theilungsvorgänge nicht möglich gewesen.

Wir wollen nunmehr sehen, in wie weit Belajeff's Angaben über die Gestalt der Chromosomen bei der „vegetativen Kerntheilung" eine Verallgemeinerung zulassen, und ob sie die Mittel zu einer richtigeren Beurtheilung der Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen gewähren. Wir werden die Bezeichnung „vegetative Kerntheilung" im Folgenden aber nicht mehr brauchen, vielmehr, nach dem zuvor gemachten Vorschlag, sie „typische Kerntheilung" nennen und sie nicht der „generativen", vielmehr der heterotypischen und homöotypischen Kerntheilung gegenüber-

---

1) l. c. 1897, p. 348.
2) l. c. 1898, p. 34.

stellen. Dass die Bezeichnung „vegetative Kerntheilung“ nicht zutreffend ist, geht genugsam daraus hervor, dass die Geschlechtsproducte im Pflanzenreich nach ihrem Modus erzeugt werden. Aus einem entsprechenden Grunde lässt sich andererseits auch nicht von einer „generativen Kerntheilung“ sprechen, da letztere für die Vorgänge bei der Erzeugung der Geschlechtsproducte im Pflanzenreich nicht gilt. Für heterotypische und homöotypische Kerntheilungen, da sie an einander gebunden sind, wäre eine gemeinsame Bezeichnung erwünscht, um sie der typischen Kerntheilung gegenüberstellen zu können. Ich schlage zu diesem Zwecke „atypische Kerntheilung“ vor. Diese Fassung der Begriffe ist aber auf die höher organisirten Pflanzen und Thiere einzuschränken, da sie für die niederen nicht gilt. Die „höheren Thiere“ werden als Metazoen vereinigt, nichts hindert uns, die „höheren Pflanzen“ als Metaphyten zu bezeichnen, höhere Thiere und Pflanzen aber im Hinblick auf die übereinstimmenden Kerntheilungsvorgänge als Metabionten zusammenzufassen. Es würden also die Kerntheilungsvorgänge bei den höheren Pflanzen und Thieren des Näheren als typische und atypische Kerntheilung der Metabionten zu kennzeichnen sein.

Von der ersten Behauptung Belajeff's, dass die Chromosomen der typischen Kerne „im Stadium der Muttersterne“ „aus zwei gleich langen Zweigen bestehen“, ist, falls man sie verallgemeinern will, eher das Gegentheil zutreffend. Es giebt in der That Fälle genug, auf welche die Angabe Belajeff's passt, doch sie bilden entschieden die Minorität. So trifft seine Angabe für die Kerne der Eizelle von Picea, hingegen nicht, oder nur unvollkommen, für die Kerne der von ihm angeführten Wurzelspitzen zu. Für die Eier von Picea kann ich die Belajeff'sche

Schilderung bestätigen und sie auch auf die Eier von Pinus silvestris ausdehnen. Für Pinus Laricio und silvestris hat vor kurzem auch Edward L. Fulmer[1]) ganz schlagende Bilder dieser Art veröffentlicht und zwar waren sie den Zellen der Keimlinge entnommen. Zu ihnen stimmen auch die seitdem von Blackman[2]) für die Eianlagen von Pinus silvestris gemachten Angaben. Wenn, wie in den eben angeführten Fällen, die Chromosomen in ihrer Mitte an der Spindel befestigt sind, so neigen sie, soweit die Raumverhältnisse es gestatten, dazu, ihre beiden Schenkel in der Aequatorialebene auszubreiten. Bei dem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen entstehen dann, wie Belajeff angiebt, rhombenförmige Figuren, für welche er als bezeichnend hält, dass sie polwärts an der Umbiegungsstelle abgerundet sind und nicht scharf gebrochen, wie bei der heterotypischen Theilung. Das trifft, wie schon einmal hervorgehoben wurde, nur für den Vergleich mit solchen heterotypischen Theilungen zu, wie sie meist in den Pollenmutterzellen von Lilium vorliegen, nicht aber mit solchen, wie sie in den Pollenmutterzellen etwa von Tradescantia oder Podophyllum[3]) gegeben sind. Bei Tradescantia und Podophyllum zeigen sich selbst jene Tochterchromosomen, die in der Kernplatte zu Ellipsen vereint waren, bei ihrem Auseinanderweichen kaum schärfer umgebogen als im Belajeff'schen Schema

---

1) Cell Division in Pine Seedlings, Bot. Gaz., Vol. XXVI, 1898, p. 239, Taf. XXIV.

2) On the cytological Features of Fertilization and related Phenomena in Pinus silvestris, Phil. Transact. of the Roy. Soc. of London, Ser. B, Vol. CXC, 1898, p. 397, Taf. XII.

3) Vergl. die Mottier'schen Figuren, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. V, Fig. 35 bis 39.

für „vegetative“ Kerntheilung; solche aber, die den einen Schenkel polwärts gerichtet hatten, bilden bei ihrer Trennung sogar nur schwach gekrümmte Sicheln. Auch in den Flemming'schen[1]) und Meves'schen[2]) Figuren für Salamandra fehlen bei der heterotypischen Theilung die scharfen polaren Umbrechungen und sie kommen auch nicht in allen, von Häcker herangezogenen, thierischen Objecten, welche die heterotypische Theilung illustriren sollen, zur Geltung[3]). Aus meinen Schilderungen der heterotypischen Theilung folgt, dass durch die scharfen Winkel, welche die Schenkel der auseinanderweichenden, längsgespaltenen Tochterchromosomen bei ihr bilden können, nur ein Specialfall vorgeführt wird. Solche Winkel kommen dann zu Stande, wenn die Tochterchromosomen mit einem Ende an der Spindel befestigt und zu ihr mehr oder weniger radial orientirt sind. Die auseinanderweichenden Tochterchromosomen erscheinen dann annähernd stäbchenförmig, und die Ebene, in der sich ihre Längsspaltung vollzieht, liegt radial. Die Längshälften spreizen äquatorwärts aus einander, während sie polwärts durch die Zugfasern zusammengehalten werden und daher dort zu einem scharfen Winkel sich vereinigen. — Anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn die Befestigung der Tochterchromosomen nicht an ihrem Ende liegt und ihre Orientirung an der Spindel sich der Tangentialebene nähert. Dann erfolgt auch die Längsspaltung mehr oder weniger tangential und wird die Gestalt der auseinanderweichenden Elemente zunächst durch die Krümmung

---

1) l. c. Taf. XXIV.

2) l. c. Taf. IV.

3) Biol. Centralblatt, 1897, p. 731, Fig. CC; p. 734, Fig. EE.

des ganzen Tochterchromosoms und nicht durch die Trennung seiner Spaltungsproducte bestimmt.

Die Chromosomen können, wie die schon angeführten Fälle zeigen, an der Spindel der typischen Kerntheilung gleich lange Schenkel aufweisen. Vorwiegend ist aber ihre Insertion dem einen Ende mehr als dem anderen genähert, fällt unter Umständen sogar mit dem einen Ende zusammen. Vorwiegend sind es solche Chromosomen, deren Insertion nicht genau in der Mitte liegt, welche die Neigung haben, den einen, und zwar den längeren Schenkel polwärts zu richten, während sie den anderen Schenkel in der Aequatorialebene ausbreiten. Der polwärts gerichtete Schenkel pflegt dabei sich gerader zu strecken, der äquatoriale wellig zu verlaufen. Nicht selten ist zu beobachten, dass die in der Peripherie der Spindel befestigten Chromosomen gleichschenkliger sind als diejenigen, welche das Innere der Kernplatte einnehmen. Es können übrigens, so beispielsweise in den Stamm-Vegetationskegeln von Viscum album, auch die inneren Chromosomen der Kernplatte gleichschenklig sein. Bei peripherisch inserirten Chromosomen macht sich unter Umständen die Tendenz geltend, beide Schenkel in der Aequatorialebene auszubreiten; bei den im Inneren der Kernplatte befindlichen, die beiden Schenkel polwärts, und zwar entweder nach demselben Pol, oder nach entgegengesetzten Polen zu richten. Sind die Chromosomen besonders kurz, so stellen sie leicht ihre sämmtlichen Schenkel in der Aequatorialebene ein. Wie dem aber auch sei, sicher ist, dass weder die durch die Insertion an der Spindel bedingte Länge der Chromosomenschenkel, noch deren Orientirung ein durchschlagendes Merkmal bei der Gegenüberstellung der typischen und atypischen Kerntheilungen bei den Metaphyten abgeben kann. Als eine häufige

Besonderheit der typischen Kerntheilung lässt sich die Zusammensetzung der Kernplatte aus „zwei Reihen“ von Chromosomen hervorheben. Diese Anordnung hängt mit der bedeutenderen Zahl und Länge der Chromosomen, beziehungsweise nur ihrer bedeutenderen Länge im Verhältniss zu dem Gesammtumfang der Spindel zusammen. Dadurch wird bedingt, dass die eine Hälfte der Chromosomen sich vornehmlich nach dem einen, die andere nach dem anderen Spindelpol orientirt. In Wirklichkeit ist aber auch eine so zusammengesetzte Kernplatte einfach, denn jedes Chromosom ist nach beiden Seiten hin durch Zugfasern mit den Polen direct verbunden und kein weiteres Chromosom auf dieser Bahn vertreten. Thatsächlich ist also auch diese scheinbar doppelte Kernplatte in Hinblick auf den Theilungsvorgang einfach. — Wenn die typische Kerntheilung Chromosomen aufweist, die mit ihren Enden an der Spindel befestigt sind, so wird das Bild sehr ähnlich einer homöotypischen Kerntheilung. Im Besonderen ist dies der Fall, wenn die typische Kerntheilung mit derselben reducirten Zahl von Chromosomen, wie sie die numerische Reduction für die atypischen Theilungen geschaffen hatte, sich vollzieht. Denn in der fertigen Kernplatte der homöotypischen Kerntheilung braucht man es den Kernplattenelementen nicht anzusehen, dass sie der Aneinanderschmiegung der Enkelchromosomen ihre Zusammensetzung verdanken; das Bild gleicht vielmehr vielfach vollständig einer eben erst vollzogenen Längsspaltung. Daher die grosse Aehnlichkeit zwischen der Kernplatte der homöotypischen Kerntheilung und der darauf folgenden typischen Kerntheilung in der Embryosack- und Pollen-Entwicklung, die nicht wenig dazu beigetragen hat, das Urtheil über die homöotypische Kerntheilung zu trüben. So giebt Mottier für die dritte Kerntheilung in der Embryosackanlage von

Lilium Martagon an: „Die fertige Spindel und die Gestalt der Chromosomen der beiden oberen Kerne weicht in Nichts von denselben Elementen in der vorausgegangenen Theilungsfigur ab“ [1]). Doch ist, wie nochmals daran erinnert werde, diese dritte Theilung von der homöotypischen durch eine „beträchtliche Pause“ getrennt, während der homöotypische Theilungsschritt auf den heterotypischen ohne Pause folgt. Bei der von Guignard [2]) neuerdings studirten Pollenentwicklung von Najas major, um nur an dieses Beispiel anzuknüpfen, gleichen die Bilder der Kernplatte bei der Theilung, welche den generativen Kern von dem vegetativen im Pollenkorn trennen soll, durchaus den Bildern der Kernplatte in den Tochterkernen der Pollenmutterzelle, also der vorausgegangenen homöotypischen Kerntheilung. — Doch nicht allein bei diesen an die atypischen unmittelbar anschliessenden typischen Kerntheilungen sind mir solche Uebereinstimmungen im Aufbau entgegengetreten, sondern vielfach auch in den meristematischen Geweben junger Antheren- und Samenanlagen, ja selbst in Vegetationspunkten der Stämme und Wurzeln. Sie stellen sich im Besonderen dann ein, wenn die Chromosomenzahl aus irgend welchem Grunde zurückging, die einzelnen Chromosomen ausserdem eine nur geringe Länge besitzen.

Je nach der verchiedenen Schenkellänge der Chromosomen, die sich aus der Art der Insertion an der Spindel ergiebt, sind die Bilder anders gestaltet, welche die Metaphasen der typischen Kerntheilung darbieten. Aus gleichschenkeligen Chromosomen können rhombische Figuren her-

---

1) David M. Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, p. 138.

2) l. c. p. 473 und Taf. XX.

vorgehen, wie sie das Belajeff'sche Schema[1]) verlangt. Bedingung für eine regelmässige Ausbildung solcher Figuren ist freilich, dass der eine Schenkel des Chromosoms nicht zu weit polwärts reicht, sonst ist der Rhombus verzerrt. Kernplatten mit verhältnissmässig kurzen, gleichschenkeligen Chromosomen werden im Allgemeinen zu Beginn der Metakinese die schönsten Rhomben liefern. Ebenso schöne Rhomben können aber auch aus langschenkeligen Chromosomen hervorgehen, wenn deren beiden Schenkel annähernd in der Aequatorialebene lagen. Das ist unter Umständen in der Peripherie von Kernplatten zu beobachten, auch solcher Kernplatten, die in ihrem Innern nur verzerrte Rhomben aufweisen. Unter allen Umständen beginnt die Trennung der Chromosomen, wie auch Belajeff ganz richtig hervorhebt[2]), an ihrer Insertionsstelle und schreitet gegen die freien Schenkelenden fort. Ein Bild des gewöhnlichsten Verhaltens in den Geweben mit den üblichen Verzerrungen der Rhomben sei durch unsere Fig. 195, Taf. IV, aus der Wurzelspitze von Vicia Faba vorgeführt. — Bei langen Chromosomen, die nicht in ihrer Mitte inserirt sind, pflegen die längeren Schenkel weit gegen die Pole zu reichen. Wenn solche Chromosomen dicht gedrängt stehen, bietet die Umbiegung der polwärts gerichteten Tochterschenkel, die für den ihnen näheren Pol bestimmt sind, einige Schwierigkeit. Die Trennung der Tochterchromosomenpaare pflegt sich daher dort frühzeitig zu vollziehen, so dass die Umkrümmung des einen Tochterchromosomschenkels, die sonst erfolgen müsste, unterbleibt. So gleiten die polwärts gerichteten Schenkel der beiden Tochterchromosomen gleich-

---

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 30.

2) l. c. p. 30.

sam an einander vorbei, während die Verbindung der Schenkel an ihren äquatorialen Enden zunächst noch fortdauert (Taf. IV, Fig. 189). Da die äquatoriale Umbiegungsstelle der Chromosomen an den Zugfasern befestigt ist, so kommt es, dass die polwärts beförderten Schenkel derjenigen Tochterchromosomen, die bereits nach ihrem Bestimmungspol gerichtet waren, über diesen Pol hinaus gerathen. Derartige Bilder hatte ich schon vor Jahren beobachtet und zur Darstellung gebracht[1]; hier mag nur die Figur 190, Taf. IV, die wie die vorhergehende dem Wandbeleg des Embryosackes von Leucojum aestivum entnommen ist, als Beispiel dienen. Solche Vorgänge, wie die geschilderten, sind im Besonderen noch dadurch belehrend, dass sie auch einen schwer anzuzweifelnden Beweis für den von den Zugauf die Chromosomen ausgeübten Zug liefern. Es wäre in der That sonst kaum zu begreifen, dass die Chromosomen mit dem grössten Theile ihrer Länge aus der Spindel hervortreten könnten. Sobald die Umbiegungsstellen dieser Tochterchromosomen ihren Bestimmungsort erreicht haben, krümmen sich die über die Pole hinausreichenden Schenkel ein und gelangen so in den Bereich des für den Tochterkern abzugrenzenden Raumes. Dieses Verhalten ist in den Wandbelegen des Embryosackes von Leucojum aestivum, von Galanthus nivalis und Helleborus viridis fast stets zu beobachten. — Wenn die Befestigung und Vertheilung der Chromosomen in der Kernplatte der typischen Kerntheilung der homöotypischen Art sich nähert, so fördert das auch entsprechende Uebereinstimmungen in der Metakinese. So gleichen meine Figuren 64, Taf. II, und 188,

---

1) Ueber die Theilungsvorgänge der Zellkerne, 1882, Taf. II.

Taf. IV, von denen die erste der Antherenwandung von Iris squalens, die zweite dem Nucellargewebe der Samenanlage von Lilium Martagon entnommen ist, auffallend meiner Figur 18, Taf. I, welche die homöotypische Theilung in den Pollenmutterzellen von Iris squalens vorführt, so wie auch den von Mottier und mir in den Berichten der Deutschen bot. Gesellschaft von 1897 für die homöotypische Kerntheilung in den Pollen- und Embryosackmutterzellen von Lilium Martagon veröffentlichten Figuren 10 und 11, Taf. XV. Da weichen die Tochterchromosomen als völlig ungekrümmte oder nur mit einem kurzen, hakenförmigen polaren Fortsatz versehenen Gebilde auseinander. Es ist klar, dass alle diese letzteren, den karyokinetischen Vorgängen in den Gewebezellen der Pflanzen entnommenen Bilder dem Belajeff'schen Schema für „vegetative Kerntheilung“ sich nicht unterordnen lassen.

Neuerdings glaubte Němec[1]) als einen Unterschied zwischen der Theilung der „vegetativen“ und „reproductiven“

---

1) Cytologische Untersuchungen an Vegetationspunkten der Pflanzen, Věstnik Král. České spol. náuk. Třida math přir., 1897, Juni 1897; Ueber die Ausbildung der achromatischen Kerntheilungsfigur etc., Bot. Centralblatt, 1898, Bd. LXXIV, p. 1, und Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung, Bot. Centralbl., Bd. LXXVII, 1899, p. 241; Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von Allium Cepa, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, p. 313; Ueber Kern- und Zelltheilung bei Solanum tuberosum, Flora, 1899, p. 214; Ueber abnorme Kerntheilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa, und Ueber den Einfluss niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe, in den Sitzungsber. d. böhm Gesellsch. der Wiss., Math.-nat. Cl., Januar 1898 u. Februar 1899.

Zellen die Art ihrer Spindelbildung bezeichnen zu können. Die beobachteten Thatsachen erweckten in ihm die Vermuthung, „dass bei höheren Pflanzen während der Sporen- und Pollenentwickelung die achromatische Figur bei der Kerntheilung sich ganz anders ausbildet als im vegetativen Gewebe derselben Pflanze". Němec findet die Anlage der Kernspindel in den vegetativen Zellen bipolar, in den Sporen- oder Pollenmutterzellen derselben Pflanzen multipolar. Dem scheinbar entgegen lautet eine Angabe von Mottier, der auch bei der Theilung von Gewebezellen die Spindeln vielpolig fand[1]). Den Widerspruch habe ich nur scheinbar genannt, weil die Angaben von Mottier sich mit denjenigen von Němec vereinigen lassen. Der Gegensatz ist nicht so scharf, als Němec meint, und die Extreme durch Zwischenglieder verbunden. Vor zwei Jahren bereits war A. C. Hof im hiesigen Institut mit der Untersuchung der Kerntheilung in den Geweben der höheren Pflanzen beschäftigt und zwar speciell mit Rücksicht auf die Spindelbildung. Ueber die Ergebnisse dieser Untersuchung hat er inzwischen selbst Bericht erstattet[2]). Mir gab seine Arbeit, so wie andere seitdem im hiesigen Institut ausgeführte Untersuchungen, endlich die eigenen Präparate, reiche Gelegenheit, auch dieser Frage näher zu treten. Ausser den vielen Pollenmutterzellen, Embryosackanlagen und Sporenmutterzellen, den Geweben der Samenanlage und der Antherenwandung habe ich eingehend die Vegetationspunkte der Wurzeln, besonders von Farnen, von Ephedra major,

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, p. 154.

2) Histologische Studien an Vegetationspunkten, Bot. Centralbl., Bd. LXXVI, 1898, p. 65.

Vicia Faba, und der Sprosse, besonders von Viscum album, studirt.

In den Kernbildern, wie sie die Vegetationspunkte der Wurzelspitzen bei Phanerogamen und Pteridophyten uns bieten, liegt in Hinsicht auf die Spindelbildung ein extremes Verhalten vor. Ein sehr günstiges Object für diese Beobachtung bietet die Wurzelspitze von Ephedra major. Um die in den Prophasen befindlichen Kerne dieser Wurzelspitze sieht man eine dünne Lage von feinfaserigem Kinoplasma sich sammeln. Es geschieht das, kurz bevor der Kernfaden sich segmentirt. Diese Kinoplasmahülle wird nun von den beiden zukünftigen Polflächen kappenförmig abgehoben, indem zwischen ihr und der Kernwandung sich eine kernsaftähnliche Flüssigkeit sammelt. Auf die flüssige Natur dieser Ansammlung lässt sich schon aus ihrem Aussehen ein Schluss ziehen; Němec sucht sie auch experimentell zu stützen, indem er nachweist, dass diese homogene Substanzansammlung um den Kern, bei Einwirkung von Chloroform oder bei Plasmolyse, aus der bipolaren in eine kugelige Gestalt übergeht[1]. Bestimmend für den Verlauf der hier den Kerntheilungsvorgang einleitenden Vorgänge ist meiner Ansicht nach die kinoplasmatische Hülle, die sich um den Kern bildet. Ihre faserige Structur ist deutlich zu erkennen. Bei Anwendung des Dreifärbungsverfahrens nimmt sie zunächst einen braunen Ton an, der sich noch wenig von demjenigen des umgebenden Trophoplasma unterscheidet, immerhin doch oft auch schon deutlich ins Violette hinüberspielt. Deutlich violett werden die Fasern dieser Hülle erst später, wenn das Kernkörperchen des Kernes sich löst und die Kernwandung schwindet. Die Hülle ist an den Polflächen kräftiger aus-

1) Bot. Centralbl., Bd. LXXVII, p. 244, 246.

gebildet, sie verjüngt sich nach dem Aequator. Von ihr wachsen alsbald in die safterfüllten Kappenräume Fasern hinein, welche die Kernwandung erreichen. Es ist das seinem Wesen nach derselbe Vorgang, wie er in anderen Fällen beim Eindringen und Fortwachsen von Spindelfasern in der mit Kernsaft erfüllten Kernhöhle sich beobachten lässt. Die feinen Fasern in den Kappenräumen sind als extranucleäre Spindelanlage aufzufassen. Sobald diese Faserbildung in dem Innern der Kappen begonnen hat, strecken sich diese in die Länge und spitzen sich gleichzeitig zu. Die an Zahl zunehmenden Fasern convergiren nach den Polen und treffen dort zusammen. Hierauf wird das Kernkörperchen aufgelöst, und es schwindet die Kernwandung. Sie schwindet zunächst an den von den Kappen gedeckten polaren Abschnitten, worauf die Spindelfasern in die Kernhöhle hineinwachsen. Sie setzen dort entweder an die Chromosomen an oder treffen, von entgegengesetzten Seiten kommend, auf einander, um von einem Pole zum anderen fortlaufende Fäden zu bilden. Eine Unterscheidung von Mantelfasern und Centralfasern, wie sie Němec vornimmt und entwicklungsgeschichtlich zu begründen sucht[1]), kann ich nicht gelten lassen. Eine solche Unterscheidung lässt sich weder hier, noch in anderen pflanzlichen Kernen durchführen. Stets sind in pflanzlichen Kernen die an die Chromosomen ansetzenden und die von Pol zu Pol laufenden Spindelfasern zwischen einander vertheilt. Sie weisen dieselbe Entwicklungsgeschichte auf und sind durch färbende Mittel nicht zu sondern. Nur in Hinblick auf ihre Leistung habe ich sie als Zugfasern und Stützfasern unterschieden. Bei ihrer Anlage sind Zugfasern und Stützfasern gleich stark; wenn die Stützfasern

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, p. 324, 328.

dann unter Umständen verstärkt werden, so mag das erst die Folge der Aufgabe sein, die ihnen zufiel und die als Reiz auf sie einwirkt.

Wie in der Wurzelspitze von Ephedra, spielt sich der Vorgang auch in der Wurzelspitze von Vicia Faba ab. Auch bei Vicia Faba ist die kinoplasmatische Hülle, die sich in den Prophasen um den Zellkern bildet, an seinen Polflächen stärker als an seinen Seitenflächen. Dann hebt sich die Kinoplasmahülle von den Polflächen ab (Fig. 191, Taf. IV), und es treten die ersten Anlagen der Spindelfasern in dem Safte der Kappenräume auf. Abweichend von Ephedra pflegen die Spindelfasern in diesem Falle an ihrem Polende längere Zeit getrennt zu bleiben, beziehungsweise dort nicht in einem Punkte, sondern in mehreren Punkten zusammenzuschliessen. Besonders auffällig wird diese Erscheinung in solchen Zellen, die sich nicht der Quere, sondern der Länge nach theilen sollen, in welchen somit die Kernspindelanlage sich einem verhältnissmässig schmalen Raum anzubequemen hat. Der Kern nimmt alsdann die Gestalt eines abgeplatteten Ellipsoids an. Die sich von seinen polaren Flächen abhebenden Kappen haben eine entsprechende Breite, und das büschelweise Anschliessen der Spindelfasern an die Kappenwandung ist besonders auffällig. Andererseits stellt sich in längeren Zellen an gestreckteren Kernen, von denen entsprechend englumige Polkappen sich abhoben, die Convergenz aller Spindelfasern und damit die Zuspitzung der Pole fast unmittelbar ein (Fig. 194). Sie kommt schliesslich auch in breit angelegten Kappen zur Ausbildung, wenn diese auf späteren Entwicklungszuständen sich strecken und zuspitzen.

Im Wesentlichen stimmt mit dieser Schilderung schon eine ältere Angabe von Rosen überein, so auch das Schema,

das er von der Bildung der Spindel in den Wurzelspitzen der Hyacinthe entworfen hat[1]). Rosen fiel besonders an ungefärbten, in Wasser liegenden Mikrotomschnitten die stärker lichtbrechende Substanz auf, welche die zur Theilung sich anschickenden Kerne umhüllt. Der ersten Veröffentlichung von Němec, und ohne deren Kenntniss, folgte bald ein Aufsatz von John H. Schaffner[2]), dessen Figuren die Kappenbildung an den Kernpolen in der Wurzelspitze von Allium Cepa zeigen, und eine Arbeit von Edward L. Fulmer[3]), die ähnliche Zustände auch in den Zellen der Keimlinge von Pinus Laricio und silvestris zur Darstellung bringt. Ich selbst hatte schon 1888[4]) sehr auffällige extranucleäre Spindelanlagen in dem protoplasmatischen Wandbelag der Embryosäcke von Leucojum aestivum beobachtet um solche in den Prophasen befindliche Kerne, die noch von ihrer Wandung umschlossen waren.

Meine für Vicia Faba hier gegebene Schilderung lässt sich mit den Abbildungen, die Němec für verschiedene Wurzelspitzen neuerdings veröffentlicht hat, sehr wohl in Einklang bringen. Němec bezeichnet die Art, wie sich die Spindelanlage hier vollzieht, als bipolar, weil sie nicht, wie beim ersten Theilungsschritt der Sporen- und Pollenmutterzellen, allseitig um den Kern, sondern an zwei seiner gegenüberliegenden Seiten beginnt[5]). — Die Bezeichnung

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzelle, in Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896, p. 249, 250.

2) Karyokinesis in the Root Tips of Allium Cepa, Bot. Gazette, Vol. XXVI, 1898, p. 225.

3) Cell Division in Pine Seedlings, daselbst p. 239.

4) Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, Histol. Beiträge, Heft I, p. 103, Taf. III, Fig. 40 bis 42.

5) l. c. p. 3.

„multipolar“ ist auf die Anlage der Kernspindel beim ersten Theilungsschritt der Sporen- und Pollenmutterzelle angewandt worden, weil die auftretenden Spindelfasern in zahlreichen Polen convergiren. So kann man aber auch, bei der nur an zwei gegenüberliegenden Seiten des Kerns beschränkten Spindelanlage in den Vegetationspunkten der Wurzeln, zunächst Spindelfaserbüschel sehen, die getrennt von einander an den Kinoplasmakappen enden. Daher solche Anlagen in Wirklichkeit zunächst multipolar sein können, um, wie die multipolar vielseitigen, schliesslich zur Bildung einer zweipoligen Spindel zu führen. Es könnte sich daher empfehlen, zwischen multipolar polyarchen und multipolar diarchen Spindelanlagen zu unterscheiden.

Im Gegensatz zu den multipolar diarchen Spindelanlagen stehen solche, welche bei ihrer Anlage auf Centrosomen centrirt sind, somit von Anfang an wirklich bipolar diarch sind.

Im Wesentlichen, ebenso wie in den Meristemen der Wurzel- und Vegetationspunkte, vollzieht sich die Spindelanlage in den Gewebezellen der in Entwicklung begriffenen Samenanlagen und Antheren. Mottier giebt an[1]), dass den zur Theilung sich anschickenden Kern dort ein kinoplasmatischer Filz umhülle, der aber so zart und gleichmässig um den Kern vertheilt sei, dass nur die sorgfältigste Färbung ihn sichtbar mache. Thatsache ist, dass man dieser Kinoplasmaansammlung in den meisten Fällen kaum ansichtig werden kann. Die Zellen führen im Verhältniss zu dem Meristem der Vegetationspunkte überhaupt sehr wenig Cytoplasma, und damit hängt auch ihre Kinoplasmaarmuth zusammen. So kommt es, dass in diesen Anlagen auch nichts

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, p. 152.

von dem Abheben jener Kappen zu sehen ist, die wir zuvor schilderten. Die Spindelanlage vollzieht sich ganz intranucleär. Sie beginnt, kurz bevor der Kernfaden sich segmentirt hat, oder annähernd mit seiner Segmentirung. Das Kernkörperchen wird zuvor gelöst. Sobald die bei dem Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren sich violett färbenden Fasern in der Kernhöhle aufzutauchen beginnen, nimmt auch die Kernwandung eine faserige Structur und die gleiche Färbung an. Diese Erscheinung wurde auch bereits von Mottier hervorgehoben[1]. Die Spindelanlage erfolgt multipolar diarch. Die Spindelfasern setzen an die von der veränderten Kernwandung gebildeten Hülle genau so an, wie sie es in den Meristemen der Vegetationspunkte an die Kappen thun. Vielfach reichen die Chromosomen bis an jene Kernwandung heran, und ist es dann besonders schwer, den Verlauf der Fasern zu verfolgen. In anderen Fällen aber haben sich die Chromosomen von den beiden zukünftigen Polen etwas zurückgezogen, und nun ist der Ansatz und Verlauf der Spindelfasern dort klar. Dieses Verhalten wird durch unsere Figuren 183, 184 und 185, Taf. IV, vorgeführt, wobei in Fig. 183 ein annähernd runder Kern, in Fig. 184 und 185 zwei verschieden stark gestreckte, ellipsoidische Kerne zur Darstellung gewählt wurden. In allen drei Figuren sind die Spindelfasern innerhalb der Kernhöhle nach Möglichkeit genau eingetragen. Sobald die Spindelfasern den ganzen Kernraum durchzogen und die Chromosomen erfasst haben, hört die Kernwandung auf unterscheidbar zu sein, und nun folgen auch die einzelnen Chromosomen frei ihrem Ausbreitungsbestreben. Sie treten mit ihren Enden zum Theil über die ursprüngliche Kerngrenze

---

1) l. c. p. 152.

hervor, wodurch die ganze Spindel zwischen den Chromosomen zu liegen kommt. Die Spindelfasern werden unter diesen Umständen verhindert, zu je einem Pole zusammenzuschliessen, die Spindel bleibt zunächst multipolar diarch. Man sieht die Spindelfasern beiderseits zwischen den Chromosomenschenkeln zu gesonderten Büscheln polwärts sich vereinigen.

Ein ganz ähnliches Verhalten, wie in den Geweben der angeführten Samenanlagen und Antheren, trat mir auch in den Stammvegetationspunkten von Viscum album entgegen.

In den Meristemen der untersuchten Wurzel-Vegetationspunkte konnte ich nicht selten beobachten, dass eine bereits bipolar gewordene Spindel dadurch, dass die Chromosomen ihre längeren Schenkel polwärts streckten, gezwungen wurde, sich wieder multipolar in mehrere Faserbüschel zu vertheilen. — Diese Erscheinung mag sich in manchen Fällen auch einstellen, ohne dass sie durch die polaren Schenkelenden der Chromosomen veranlasst sei. So giebt neuerdings Němec[1]) für die Wurzelspitze von Solanum tuberosum an, dass in ihr die Fasern der Spindelanlagen, die zunächst polwärts convergiren, weiterhin so auseinandertreten, dass sie „im Stadium der Aequatorialplatte" „nie in einer einzigen Spitze vereinigt" sind, „sondern mehrpolig oder parallel verlaufend". Nach den Abbildungen von Němec zu urtheilen, müssen aber in diesem Falle die Chromosomen sehr klein und im Wesentlichen auf die Aequatorialebene eingeschränkt sein.

Mit beginnender Metakinese pflegt sich die Spindel zu strecken, wobei ihre Enden auch dort, wo die Chromosomen-

1) Flora, 1899, p. 215.

schenkel bis zu den Polen reichten, zwischen diesen hervortreten. Die Spindelfasern vereinigen sich dann unter allen Umständen zu je einem einzigen Pol.

Der vermeintliche Gegensatz in der Anlage verschiedener Kernspindeln schwindet in dem Maasse, als die Untersuchung ausgedehnt wird. Die multipolar polyarche Anlage, wie sie beim ersten Theilungsschritt in Sporen-, Pollen- und Embryosack-Mutterzellen beobachtet worden ist, zeigt sich in ihrer typischen Ausgestaltung auf diesen Theilungsschritt beschränkt. Bereits beim zweiten Theilungsschritt in den Sporen- und Pollenmutterzellen pflegt die Multilateralität der Spindelanlage bedeutend zurückzutreten, und eine Annäherung an die multipolar diarche Anlage, beziehungsweise der Uebergang zu dieser, sich zu vollziehen. So findet die Anlage der ersten Kernspindel in den Pollenmutterzellen von Iris squalens nach ausgeprägt multipolar polyarchem Typus statt (Fig. 39, Taf. I), während in den Tochterkernen die Spindel multipolar diarch (Fig. 57, Taf. I) auftritt. Dass zugleich die multipolar polyarche Anlage der ersten Spindel in den Pollenmutterzellen meist mit wesentlicher Betheiligung extranuclearer Spindelfasern vor sich geht, die multipolar diarche der zweiten Spindel vorwiegend intranuclear sich vollzieht, ist nur von secundärer Bedeutung. Das mag von der Menge des zur Verfügung stehenden extranuclearen Kinoplasma abhängen. Denn auch an Mutterkernen in centraler Lage kann, besonders bei Dicotylen, die extranucleare Spindelbildung stark eingeschränkt sein. Die multipolar polyarche Anlage der ersten Spindel ist vorwiegend extranuclear, die vorwiegend multipolar diarche der zweiten Spindel im Wesentlichen intranuclear. Sobald in den Tochterkernen der Pollenmutterzelle von Iris squalens der Kernfaden in die

einzelnen Chromosomen zerfallen ist, nimmt die Kernwandung ein längsfaseriges Gefüge an und beginnt gleichzeitig in dem Dreifarbengemisch sich violett zu färben. Zugleich werden die Kernkörperchen aufgelöst, und es differenziren sich die Spindelfasern in der Kernhöhle. Sie verlaufen gleich vorwiegend in der Längsrichtung, ohne jedoch polwärts auf einen Punkt centrirt zu sein. Weiterhin schwindet die Kernwandung und die Spindelfasern schliessen zu scharfen Polen zusammen, wobei gleichzeitig die ganze Spindelanlage sich streckt (Fig. 57, 58, Taf. I). Bei Nymphaea alba (Fig. 158, Taf. III, Fig. 159, Taf. IV) findet schon im Mutterkern die Anlage der Kernspindel nicht wesentlich anders statt, als dies sonst erst in den Tochterkernen geschieht und für die Tochterkerne von Iris squalens soeben geschildert wurde. Der Mutterkern bei Nymphaea alba ist aber auch merkwürdiger Weise nicht in der Mitte der Pollenmutterzelle gelegen, vielmehr excentrisch (Taf. III, Fig. 156), wie das bereits Guignard (l. c.) aufgefallen ist.

Frägt man nach den Ursachen, welche die Verschiedenheiten in der Anlage der Kernspindeln bedingen, so lässt sich wohl zunächst an eine Beeinflussung durch die Polaritäten denken, die in den Protoplasten herrschen. Eine Pollen- und Sporenmutterzelle könnte auch in ihren Protoplasten multipolar sein und so die polyarche Anlage der Kernspindel bedingen. Auch liesse sich denken, dass die diarche Anlage der Kernspindeln in Gewebezellen eine Folge ihrer longitudinalen und radialen Polarität sei[1]). In Wirklichkeit sind aber die Bilder, die man in wachsenden Vege-

1) Vergl. im Besonderen Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper, Nachr. von der Gesellsch. der Wissensch. in Göttingen, 1889, p. 400.

tationskegeln sieht, oft schwer mit solchen Vorstellungen vereinbar, denn sie zeigen, bei der verschiedensten Orientirung der Kernspindelanlage, stets ihre diarche Entstehung. Es dominirt freilich in solchen Meristemen die longitudinale Orientirung der Spindelanlage, doch ist sie auch quer gestellt, wenn eine Zelle der Länge nach sich theilen soll, oder schräg, wenn es die Raumverhältnisse verlangen. Dass diese Stellungen durch die erblich fixirten Entwicklungsvorgänge vielfach bedingt sind, sieht man deutlich bei Entstehung der Gefässbündel, welche longitudinale Theilungen in selbst verhältnissmässig sehr schmalen Zellen aufweisen. Allem Anschein nach handelt es sich bei der diarchen Anlage der Spindeln in den Geweben um correlative gegenseitige Beeinflussung der Protoplasten und ihrer Kerne. Diese Vorstellung wird bestärkt durch die Wahrnehmung, dass auch in Pollen- und Sporenmutterzellen die Spindeln der Tochterkerne bereits vorwiegend diarch angelegt werden. Die Wechselwirkung der beiden Tochterkerne auf einander mag dort dieses Verhalten bestimmen. In den Pollenmutterzellen von Nymphaea scheint bereits die excentrische Lage im Protoplasten und die demgemäss ungleiche Vertheilung des Cytoplasma um den Mutterkern einen ähnlichen Einfluss auf ihn auszuüben. Diese Lage könnte aber zunächst veranlasst werden durch die Ausbildung der zahlreichen Stärkekörner, welche, wie schon Guignard fand[1]), im ganzen Cytoplasma der Mutterzelle vertheilt liegen und nur in dem schmalen Raume fehlen, der den Kern von der ihm nächsten Hautschicht trennt. — Für die hier vertretenen Ansichten einer correlativen Beeinflussung der Spindelbildung scheint mir auch die

1) l. c. p. 180.

Beobachtung von Němec sich verwerthen zu lassen [1]), dass in einzelnen Zellen der Kartoffelknolle, die durch Absterben der Nachbarzellen, von ihrem Einfluss befreit waren, die Spindelanlage um den Kern nicht „monaxial", sondern allseitig erfolgte.

Für die Erscheinung, ob eine diarche Spindelanlage, gleich bipolar, oder zunächst multipolar auftritt, müssen die Ursachen vor Allem in den Bildungsvorgängen selbst liegen, die in der einzelnen Zelle sich abspielen. Wir fanden bereits in Wurzelspitzen, dass, wenn die Polkappen, bei querer Stellung der Spindelanlage in schmalen Zellen, sehr breit werden, die Convergenz der auftretenden Spindelfasern noch verringert wird. In dem Wundperiderm der Kartoffelknollen sah Němec [2]) an den Polflächen der in Theilung eintretenden Kerne die Spindelfasern genau in der Richtung der Theilungsachse sich stellen. Diese Anordnung der Spindelform erinnert, wie Němec hervorhebt, an die sich theilenden Spirogyra-Kerne, sie ist, nach Němec, eine „monaxiale und wohl acentrische, da sich während der ganzen Theilung nichts zeigt, was auf das Vorhandensein eines extranucleären Centrums schliessen liesse". Eine Vereinigung der Fasern in einem Punkte stellt sich während der ganzen Theilung nicht ein. Man könnte dieses Verhalten als diarch apolares den diarch multipolaren Fällen anreihen.

Auch diese neue Ausdehnung meiner cytologischen Untersuchungen konnte nur die Vorstellung bestärken, die ich mir von den Beziehungen der Nucleolarsubstanz zum

---

1) Flora, 1899, p. 219.

2) Flora, 1899, p. 217.

Kinoplasma bei den höheren Pflanzen gebildet hatte. Zunächst stützte ich meine Annahme auf ein indirectes Beweismaterial, den Schwund der Nucleolen zur Zeit der Spindelanlage. Im Pflanzenreiche ist diese Erscheinung aber so allgemein, dass ich sie nicht als einen blossen Zufall gelten lassen konnte. Dazu kam die nicht minder allgemein begründete Wahrnehmung, dass das Kinoplasma erst beim Schwund der Nucleolen die Fähigkeit erlangt, bei Anwendung des Dreifarbenverfahrens das Gentianaviolett stärker festzuhalten. Meine Beobachtungen sprechen auch jetzt noch dafür, dass das Kinoplasma durch Aufnahme von Nucleolarsubstanz activirt wird und dass sein Mengenverhältniss im Cytoplasma und im Zellkern wächst oder sinkt, je nachdem die Nucleolen sich lösen oder in fester Form wieder auftauchen. Dem Schwund der Nucleolen in den Kernen folgt der Höhepunkt der Ausbildung der Spindelfasern und Verbindungsfäden; das Wiederauftreten der Nucleolen in den Kernen beginnt andererseits, wenn die Spindelfasern ihre Aufgabe vollendet haben, die Verbindungsfäden sich rückzubilden beginnen und den violetten Farbstoff nicht mehr festhalten. Bei meinen jetzigen Untersuchungen der Pollenmutterzellen traten mir alle die geschilderten Erscheinungen oft in der auffälligsten Weise wieder entgegen. Im Besonderen müssen jedem die Tochterkerne der Pollenmutterzellen von Iris germanica imponiren, wenn er diese Verhältnisse bei ihnen verfolgt. In demselben Augenblick, wo das Kernkörperchen schwindet, füllt sich die gesammte Kernhöhle, die bis dahin nach Safranin-Gentianaviolett-Orange-Behandlung farblos erschien und nur vereinzelte zarte Fäden zwischen den Chromosomen aufwies, mit einem violett gefärbten dichten Fadenwerke. Die Kernwandung ist zu gleicher Zeit geschwunden, doch das violette Fadenwerk auf den ursprüng-

lichen Kernraum so scharf beschränkt, dass die Substanz zu seiner Bildung diesem entstammen musste.

Einschalten kann ich, dass Grégoire[1]) in seiner soeben erschienenen Arbeit im Anschluss an Carnoy[2]) eine der meinigen nicht unähnliche Auffassung in Betreff der Nucleolarsubstanz in den Pollenmutterzellen der Liliaceen vertritt. Sie spiele eine wichtige Rolle beim Wachsthum des „nuclearen Reticulums“ während der Spindelbildung. Sie ergiesse sich als nucleo-albuminöse Substanz in den Kern, rege die Irritabilität des primären Reticulums an und veranlasse in ihm eine pillulirende Bewegung und starke Vermehrung[3]).

Němec[4]) will vor kurzem in den sich theilenden Zellen meristematischer Gewebe von Hemerocallis fulva, Roripa amphibia und von anderen Pflanzen die directe Umwandlung von den Kernen ausstrahlender Kinoplasmafasern in Nucleolen beobachtet haben, „deren Eintreten in das Innere der Tochterkerne“ er „Schritt für Schritt verfolgen konnte“. In einer seiner letzten Arbeiten giebt Němec[5]) auch an, dass Körnchen, welche die Eigenschaften von Nucleolen zeigen, unter Umständen an den Polen der

---

1) La cinèse pollinique chez les Liliacées, „La Cellule“, T. XVI, 1899, p. 279.

2) J. B. Carnoy et H. Lebrun, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, „La Cellule“, T. XVI, 1899, p. 319.

3) l. c. p. 279.

4) Cytologische Uutersuchungen an Vegetationspunkten der Pflanzen, Věstnik král. České společnosti náuk, XXXIII, 1897, p. 25, auch Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung, Bot. Centralbl., Bd. LXXVII, 1899, p. 251.

5) Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. der Wiss., 1890, Bd. XII, p. 8.

Theilungsfiguren durch Umwandlung der Spindelfasern entstehen können. Ihr Auftreten wird dort im Besonderen durch genügende Temperaturerniedrigungen veranlasst. Daher ist Němec der Meinung, dass die Gebilde, welche Demoor[1]) an den Polen der Kernspindel in Tradescantiahaaren unter dem Einfluss der Kälte auftreten sah und als Centrosomen deutete, solche Nucleolen gewesen seien.

Dass niedere Temperaturen ein Auftreten extranuclearer Nucleolen fördern, konnte Charles F. Hottes im hiesigen Institut sicherstellen. Er wird über die Ergebnisse seiner Versuche demnächst selbst berichten. Andererseits geht aus den Versuchen von Hottes hervor, dass umgekehrt durch hohe Temperatur die Bildung der kinoplasmatischen Fadenstructuren, zu welchen die pflanzlichen Kernkörperchen wohl ihr Reservematerial liefern, gefördert wird. So fand auch Dębski[2]), dass in den Zellen der Vegetationsspitzen von Chara die extranuclearen Nucleolen sich an den Polen der Spindel angesammelt zeigen. Unter Umständen sieht man solche Spindeln mehrpolig endigen und die Fasern dabei nach einigen der extranuclearen Nucleolen convergiren. Dass es sich bei Chara in diesen Gebilden wirklich um extranucleare Nucleolen und nicht um Centrosomen handelt, davon hatte ich oft Gelegenheit, an den Dębski'schen Präparaten mich selbst zu überzeugen. Auch hebt Dębski hervor, dass viele dieser extranuclearen Nucleolen auch zur Zeit der Spindelbildung, ohne alle Beziehung zu ihr, im Cytoplasma vertheilt liegen. Sie entsprechen durchaus den an den Spindelpolen angesammelten. — In dieselbe Reihe von

1) Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule, Archives de Biologie, T. XIII, 1895, Sep.-Abdr., p. 69.

2) Cyt. Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 237.

Erscheinungen gehören auch die von G. Karsten[1]) beschriebenen extranuclearen Nucleolen, die während der Kerntheilungen in dem sporogenen Gewebe von Psilotum triquetrum zu beobachten sind. Karsten sah dort meist zwei Nucleolen an entgegengesetzten Seiten aus dem Kern austreten, sich so verhalten wie Guignard's Centrosomen, und schliesslich in die Tochterkernanlagen als Nucleolen wieder zurücktreten. Guignard[2]) erklärte alsbald, dass es sich hierbei um extranucleare Nucleolen handle, und nicht um Gebilde, wie er sie als Centrosomen beschrieben habe. Die Karsten'schen Gebilde befänden sich nur in der Nähe der Pole, ihre Zahl und Grösse sei nicht constant, sie seien auf überschüssige Nucleolarsubstanz zurückzuführen. — Erwähnt sei schliesslich noch, dass ich selbst schon früher in den kinoplasmareichen Pollenmutterzellen von Larix die kleinen extranuclearen Nucleolen vornehmlich im Verlauf der das Trophoplasma durchsetzenden Kinoplasmafäden vertheilt fand, andererseits auch in die Verbindungsfäden und zwischen dieselben eingeschaltet. Nicht selten schloss in den Pollenmutterzellen von Larix eine das Trophoplasma durchsetzende Kinoplasmafaser in einem extranuclearen Nucleolus ab. — Andererseits musste ich schon vor Jahren die einst gehegte Vorstellung, dass die Nucleolarsubstanz der höheren Pflanzen in Beziehung zum Chromatin stehe, eine Vorstellung, die ich mir auf Grund von Beobachtungen an Wandbelegen mancher Embryosäcke, vornehmlich solcher von Leucojum aestivum und von

1) Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1893, p. 355.

2) L'origine des sphères directrices, Journ. de Bot., T. VIII, 1894, p. 241.

Galanthus nivalis, gebildet hatte[1]), und für die dann auch Went[2]) eintrat, nach entsprechender Erweiterung meiner Erfahrungen aufgeben. Es handelte sich in jenen Wandbelegen um Kerne, die ausserordentlich reich an Nucleolarsubstanz sind. Für die Anlage der Kernspindel wurde nur ein kleiner Theil der grossen sich lösenden Nucleolen verwendet; ihr bei weitem überwiegender Theil bildete extranucleare Nucleolen, blieb auch wohl ungelöst zwischen den Chromosomen znrück, haftete diesen an, überzog sie theilweise und bildete an ihren Enden hier und da keulenförmige Anschwellungen. Das konnte die Vorstellung einer directen Beziehung zu der Substanz der Chromosomen erwecken. In einem alten, mit Safranin tingirten Präparat des Wandbelegs von Galanthus nivalis, das seinerzeit schon, zugleich mit anderen Präparaten, zur Beobachtung diente, haben sich im Laufe der Jahre die Chromosomen stark entfärbt, während die Nucleolen die ganze Intensität ihrer Färbung behielten. Da ist denn überall die scharfe Grenze zwischen dem, was der Chromosomen- und dem, was der Nucleolarsubstanz zukommt, jetzt zu ziehen, die Substanzen beider, die bei gleicher Färbung einst nicht zu unterscheiden waren, lassen sich jetzt scharf sondern. Dieses Beispiel zeigt in ganz auffälliger Weise, dass bei Ueberschuss von Nucleolarsubstanz nicht ihre Gesammtmasse zur Spindelbildung verwendet zu werden braucht. Andererseits folgt aber aus diesem Befunde selbstverständlich nicht umgekehrt, dass die Nucleolarsubstanz nicht zur Spindelbildung verwendet werde. Auf diese Argumentation stützen sich aber im Wesentlichen die Be-

1) Controversen der indirecten Kerntheilung, 1884, p. 8, 22.
2) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellschaft, 1887, p. 248.

denken, die V. Häcker[1]) gegen die Rolle äusserte, welche ich die Nucleolarsubstanz in pflanzlichen Zellen spielen lasse. Die extranuclearen Nucleolen, die so häufig im Cytoplasma pflanzlicher Objecte nach vollzogener Spindelanlage nachzuweisen sind, fasse ich, so wie in dem zuvor beleuchteten Fall, als einen Ueberschuss von Nucleolarsubstanz auf, der zur Spindelbildung nicht verbraucht wurde, der eventuell auch nach Bildung der Verbindungsfäden noch zurückbleiben kann. Dass verschiedene Pflanzenarten, ja verschiedene Individuen derselben Art und verschiedene Gewebe desselben Individuums in dem Vorhandensein oder Fehlen eines solchen Ueberschusses an Nucleolarsubstanz von einander abweichen können, darf nicht überraschen, da die Versuche, über die Charles F. Hottes berichten wird, ergeben haben, dass in demselben Gewebe durch Aenderung der Culturbedingungen sich sehr weitgehende Unterschiede in dieser Richtung willkürlich erzielen lassen. Doch diese Angaben und Schlussfolgerungen schränke ich von vorn herein auf den gewohnten Gang der Kern- und Zelltheilungsvorgänge bei den höher organisirten Pflanzen ein. Aus den Versuchen von Hottes geht hervor, dass selbst bei diesen Pflanzen, unter extremen Verhältnissen, ausser dem kinoplasmatischen Reservestoffe auch ein wie Chromatin sich verhaltender Stoff in Nucleolarform abgelagert werden kann. Bei anderen Organismen, besonders im Thierreich, mögen solche oder ähnliche Verhältnisse dauernd oder doch für bestimmte Entwicklungszustände bezeichnend sein. Im Besonderen gilt das für die als „Hauptnucleolus“ und „Nebennucleolen“ unterschiedenen Gebilde in den „Keimbläschen“ der Metazoen-Eier. Diese Gebilde weichen in dem Verhalten ihrer Substanz von einander

---

1) Biol. Centralbl., Bd. XVII, 1897, p. 702.

ab[1]). Bei Actinosphaerium Eichhorni stellte R. Hertwig das Vorhandensein von Plastin-Chromatin-Nucleoli fest[2]). Unter Plastin versteht er dabei „das Material, welches die ächten chromatinfreien Nucleoli der Gewebszellen bildet, für welches Carnoy und Zacharias den Ausdruck Plastin gebraucht haben“[3]). Die Plastin-Chromatin-Nucleoli von Actinosphaerium sollen nach Hertwig lehren, dass es zwischen Plastin und Chromatinnucleoli gar keine scharfe Grenze giebt. Je mehr erstere Chromatin aufstapeln, um so mehr nehmen sie den Charakter der letzteren an, und umgekehrt, je mehr letztere Chromatin abgeben, um so mehr werden sie ersteren ähnlich“[4]). In den freilebenden Actinosphärien sammelt sich das gesammte „Plastin- und Chromatin-Material zu einem einzigen compacten und homogen aussehenden Körper an[5]), eben jenem Nucleolus, der sich mit eintretender Karyokinese in fein verästelte Fäden ausspinnt, die ein körniges Aussehen annehmen. Die Körnchen in diesen Fäden reagiren auf Chromatin, während die Grundsubstanz zwischen ihnen sich als „Plastin“ zu erkennen giebt. Aus diesem Chromatin und Plastin geht die „Aequatorialplatte“ hervor. Bei allen Theilungen, die innerhalb der Actinosphärien-Cysten vor sich gehen, bleibt das Chromatin im Kernnetz vertheilt, während

1) Vergl. hierzu die Zusammenstellung und Besprechung der Litteratur in V. Häcker's Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, 1899, p. 105 ff.

2) Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni, Abh. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., Bd. XIX, III. Abth., 1898, p. 636, 710 ff.

3) l. c. p. 636.

4) l. c. p. 714.

5) l. c. p. 637, 639, 640.

das Plastin sich zu Plastin-Nucleolen sammelt. Die Anlagen dieser Nucleolen treten als Bläschen in den Chromatinbrocken auf[1]), daher auch R. Hertwig meint, dass sich der Satz vertheidigen lasse, dass beide Substanzen trotz des verschiedenen Aussehens dasselbe Element im Kern repräsentiren[2]). Sehr eigen verhalten sich nun des Weiteren diese Plastin-Nucleoli bei den in den „Secundärcysten" von Actinosphaerium sich abspielenden „Richtungstheilungen". Sie liefern auffällig gestaltete körnige Fäden, welche die Chromosomen der Aequatorialplatte umranken können und in dieselben zum Theil eingezogen werden[3]). Die Spindelfasern gehen aber bei Actinosphaerium nicht aus jenen Plastin-Nucleolen, vielmehr aus dem engmaschigen Kerngerüst[4]), in welchem die plastinhaltigen Chromatinkörper, beziehungsweise die Chromatinbrocken und Plastin-Nucleolen liegen, so wie aus cytoplasmatischen „Polkegeln" hervor. Daher ich auch nicht ohne Weiteres jenes „Plastin" von Actinosphaerium mit der Kernkörperchensubstanz der höheren Pflanzen vergleichen möchte, sondern weit eher mit der Substanz, die wir dort als Linin bezeichnen, die in die Bildung der Chromosomen mit eingeht und vor deren Längsspaltung deutlich die gesonderten Chromatinscheiben verbindet. Die Substanz der Kernkörperchen bei den höheren Pflanzen könnte weit eher einem in den Ruhezustand und damit in die Nucleolargestalt getretenen Kerngerüst von Actinosphaerium entsprechen. Nach dieser Auffassung würde das, was uns im ruhenden Kern der höheren Pflanzen als Liningerüst mit eingeschlossenen Chromatinkörnern ent-

1) l. c. p. 658.
2) l. c. p. 659.
3) l. c. p. 670, 671.
4) l. c. p. 643, 668.

gegentritt, der aus feinen verästelten Fäden bestehenden Figur zu vergleichen sein, die sich bei Actinosphaerium in den Prophasen aus dem „Chromatin-Plastin-Nucleolus" herausbildet. Das engmaschige Kerngerüst von Actinosphaerium wäre bei den höheren Pflanzen nicht da, an seiner Stelle aber die in den Maschen des Linin-Chromatin-Gerüstwerks vertheilten Nucleolen. — Auch H. Hoyer[1]) hat in einer kürzlich erschienenen Arbeit sich dahin geäussert, dass der Mikronucleus der Ciliaten aus einem chromatischen und einem achromatischen Antheil besteht, und dass sein achromatischer Antheil der Nucleolarsubstanz der höheren Pflanzen gleichwerthig sei. Er unterscheide sich von jenen Kernkörperchen dadurch, dass er in einer anderen Vertheilung und unter einer anderen Form auftrete. Er liefere aber wie sie das Substrat für die achromatische Spindel, ohne dass an deren Polen irgend welche Strahlung zu Stande komme. Bei dem Infusor Colpidium colpoda vergrössert sich nach H. Hoyer[2]) der in Theilung eintretende Mikronucleus meist und lässt im Innern verschlungene achromatische Fäden erkennen. Dann wird ein typischer Mutterstern ausgebildet. Die zuvor noch unsichtbare achromatische Substanz hat sich zu verhältnissmässig dicken Fäden angeordnet und bildet eine ausgesprochene Spindel. — Bei Actinosphaerium geht die Spindel aus den Fasern hervor, welche dem Kerngerüst und den cytoplasmatischen Polkegeln ihre Entstehung verdanken. Letztere wurden während der Prophasen dem Kerne aufgesetzt. Die Fasern des Kerngerüstes und die der Polkegel müssen auf

1) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda, Archiv f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899, p. 126.

2) l. c. p. 108.

einander treffen und einander ergänzen. — Danach mag es als ein Fortschritt in den Kernen der Metaphyten erscheinen, dass die Substanz des ursprünglichen Kerngerüstes in Nucleolarform in Ruhe verharrt und erst verwendet wird, wenn es gilt, die die Spindelfasern bildende Substanz im Cytoplasma zu activiren und ihre directe Ergänzung in der Kernhöhle zu veranlassen. Das Zusammenwirken der zur Kern- und Zelltheilung führenden Vorgänge wird dadurch gefördert. — Bei Euglena viridis hat ein im Centrum des Kerns gelegenes Gebilde, das bisher Nucleolus hiess und um welches das Chromatin in Form leicht gebogener Stäbchen radial angeordnet ist, von Keuten[1]) jetzt die Bezeichnung Nucleocentrosoma erhalten. Denn es spielt dieses Gebilde in der That bei der Kerntheilung eine eigene Rolle. Es streckt sich zunächst zum Stäbchen, zu dessen Längsachse die Chromosomen sich parallel gruppiren. Dann wird es sanduhrförmig und hierauf hantelförmig und ragt frei mit seinen Enden in die Kernhöhle hinein, während die Chromosomen sich ringförmig um sein Mittelstück anordnen. Nach der nunmehr erfolgenden Längsspaltung der Chromosomen streckt sich das Nucleocentrosom stärker, und die Tochterchromosomen weichen gegen seine Enden auseinander. Die Durchbrechung des Nucleocentrosoms in dessen Mitte führt zur Bildung von zwei mit je einem Nucleocentrosom ausgestatteten Tochterkernen.

Diese Beispiele genügen, um zu zeigen, dass es verschiedene Bestandtheile des Protoplasten sein können, die Nucleolarform im Innern der Kerne verschiedener Organismen annehmen.

Dass nicht allen „Nucleolen“ dieselbe stoffliche Natur

---

1) Die Kerntheilung von Euglena viridis, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LX, 1895, p. 219 ff. und Taf. XI.

zukommt, hatte schon vor Jahren Carnoy mit Nachdruck hervorgehoben und bereits die „nucléoles nucléiniens" von den „nucléoles noyaux" unterschieden [1]). Er reihte auch schon gewisse Nucleolen der niederen Gewächse seinen nucléoles noyaux an, so unter Anderem die Nucleolen von Spirogyra [2]). Dieser Behauptung ist E. Zacharias entgegengetreten [3]) und bekämpft sie auch gegenüber den neueren, seitdem veröffentlichten Untersuchungen [4]). Im Besonderen haben Moll [5]) und bestimmter noch Mitzkewitsch [6]) sich dahin geäussert, dass die Nucleolen von Spirogyra bei der Karyokinese in Chromosomen sich ausspinnen. Der Vorgang würde in mancher Beziehung an das erinnern, was R. Hertwig für Actinosphaerium beschreibt. Doch die Angaben von Moll und Mitzkewitsch hat neuerdings C. Van Wisselingh [7]) in Frage gestellt. Van Wisselingh behauptet namentlich, dass bei Spirogyra nur zwei Fäden oder „Schläuche" aus dem Nucleolus, die übrigen Elemente der Kernplatte aus dem Kerngerüst hervorgehen. Auch unterscheidet er ausser dieser Karyokinese mit Segmentbildung noch eine solche ohne Segmentbildung,

---

1) Biologie cellulaire, Fasc. I, 1884.

2) l. c. p. 237.

3) Ueber den Nucleolus, Bot. Ztg., 1885, p. 274.

4) Ueber Nachweis und Vorkommen von Nucleïn, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 197.

5) Observations on karyokinesis in Spirogyra, Verh. d. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, Tweede Sectie, Deel I, No. 9, 1893.

6) Ueber die karyokinetische Theilung der Zellkerne bei Spirogyra, Aus dem bot. Inst. der Warschauer Universität, 1897, und Flora, 1898, p. 81.

7) Ueber den Nucleolus von Spirogyra, ein Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese, Bot. Ztg., 1898, Originalabh. p. 195.

bei welcher die Nucleolen zwei Nucleolarfädchen für die Kernplatte liefern, das Kerngerüst sich ohne Segmentbildung auf die Aequatorialebene zurückzieht, um dort so wie die Nucleolarfädchen eine Spaltung zu erfahren. Weitere Untersuchungen werden zeigen, wie die Angaben von Van Wisselingh mit denen der anderen Forscher zu vereinigen sind. Jedenfalls geht aus ihnen allen ein besonderes Verhalten der Nucleolen von Spirogyra hervor, das nach den Van Wisselingh'schen Angaben nicht unähnlich dem Verhalten der „Plastin-Nucleolen" sein würde, die in Richtungstheilungen von Actinosphaerium Nucleolarfäden liefern. Zacharias tritt, wie schon erwähnt, gestützt auf mikrochemische Reactionen, gegen die Besonderheit der Nucleolen von Spirogyra auf[1]), doch ist es klar, dass hier das morphologische Verhalten, so weit es sichergestellt ist, in letzter Instanz entscheidet. So versagt auch, um ein analoges Beispiel heranzuziehen, die Methylgrün-Färbung, ungeachtet sie von Zacharias[2]) als Reagens auf Nucleïn anerkannt wird und, wie sich Alfred Fischer[3]) ausdrückt, „mit einem Schein von Berechtigung" wirklich als Chromatinfarbstoff gelten kann, bei den Chromatinmassen von Actinosphaerium[4]). Ungeachtet dessen ist schwerlich zu bezweifeln, dass diesen Elementen von Actinosphaerium dieselbe morphologische Bedeutung und somit Bezeichnung wie den Chromosomen der höheren Thiere und Pflanzen zukommt. Auch hier entscheidet das Verhalten während der Karyokinese, und auch Alfred Fischer giebt dies speciell

1) Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 197.

2) Ueber Nachweis und Vorkommen von Nucleïn, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 196.

3) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma, p. 192.

4) R. Hertwig, l. c. p. 637.

für Chromosomen zu, wenn er schreibt[1]), dass der Begriff des Chromatins der morphologischen Merkmale nicht entbehren könne. — Sind auch die Angaben von Moll und Mitzkewitsch über das Verhalten des nucleolusartigen Körpers in den Kernen von Spirogyra zunächst in Frage gestellt worden, so kann es andererseits einem Zweifel kaum unterliegen, dass die Kerne der Tetrasporangien von Corallina kugelige Gebilde führen, die aus verschmolzenen Chromosomen bestehen. Wie Bradley Moore Davis im hiesigen Institute fand[2]), vereinigen sich die genannten Chromosomen in den Anaphasen der Kerntheilung zu einer nucleolusartigen Chromatinkugel, die erst bei vorgerückter Ausbildung der Tochterkerne in eine unbestimmte Zahl von Chromatinkörpern zerfällt. Die Chromatinkörper sind in einer homogen erscheinenden Grundsubstanz des Kerns vertheilt, der ausserdem noch einen ziemlich grossen Nucleolus führt. Bei dem Dreifärbungsverfahren nehmen die Chromatinkörper eine dunkelpurpurne, der Nucleolus eine hellrothe Färbung an. Dass solche Verschmelzungen von Chromosomen, wie die eben geschilderten, möglich sind, mag im Grunde genommen nicht so wunderbar erscheinen, wenn man bedenkt, dass auch in den Kernen pflanzlicher und thierischer Spermatozoen die einzelnen Chromosomen nicht mehr zu unterscheiden sind. Innerhalb des Eies sondern sie sich aus diesem scheinbar homogenen Verbande wieder heraus.

So geht aus den angeführten Beispielen von Spirogyra und Corallina hervor, dass auch bei den niederen Gewächsen der Nucleolus sich anders als bei den höheren

1) l. c. p. 191.

2) Kerntheilung in der Tetrasporenmutterzelle bei Corallina officinalis L. var. mediterranea, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 266.

verhalten kann. Das Gebiet seines abweichenden Verhaltens dürfte doch durch weitere Untersuchungen noch wesentlich erweitert werden.

Solche Nucleolen hingegen, wie sie Cavara[1]) für die höheren Pflanzen beschreibt und von denen er angiebt, dass sie in ihrem Innern aus Plastin, an der Oberfläche aus Chromatin bestehen, habe ich unter normalen Verhältnissen bei diesen Objecten nicht beobachtet. Doch hat Charles F. Hottes im hiesigen Institut durch bestimmte Culturen Gebilde erlangt, die eine ähnliche Zusammensetzung zeigten. Sie stellen sich in den Wurzelspitzen von Vicia Faba bei niederen Temperaturen ein. Um den vergrösserten Nucleolus ballt sich alsdann das Chromatinnetz des Kerns oft zu einer Hülle zusammen. Nicht selten wird unter diesen Bedingungen ein Theil der Nucleolarsubstanz als besonderer Nucleolus von einer solchen netzartigen Chromatinhülle umgeben, aus dem Kern hinausgedrängt. Charles F. Hottes wird über diese Erscheinungen demnächst selbst berichten. Zwischen Cavara und Longo hat sich um die von Ersterem gemachten Angaben eine scharfe Polemik entwickelt, in der Longo[2]) behauptet, dass die von Cavara beschriebenen Gebilde nur hohle, von der gewohnten Nucleolarsubstanz gebildete Kernkörperchen gewesen seien[3]).

Im Uebrigen möchte ich die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Nucleolen nicht verlassen, ohne

---

1) Intorno ad alcune strutture nucleari, Atti del R. Ist. bot. dell' Univ. di Pavia, Nuova Serie, Vol. V, Sond.-Abdr. p. 43 u. A.

2) Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali? Rendiconti della R. Acc. dei Lincei, Vol. VII, Sem. 1, Ser. 5a, Fasc. 10, 1898, p. 282.

3) l. c. p. 284, 290.

hier, nachträglich einschaltend, noch auf die zusammenstellende Behandlung hinzuweisen, welche dieser Gegenstand in dem soeben erschienenen Buche von V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, erfahren hat[1]). Dass ich mich für das Pflanzenreich auch jetzt nicht auf den V. Häcker'schen Standpunkt stellen kann, der ein Anhänger der „Kernsecret-Theorie" ist, geht aus dem Vorausgegangenen schon hervor. Für V. Häcker[2]) stellen die Nucleolen nicht einen Reservestoff, sondern ein Abspaltungsproduct oder Zwischenproduct des Stoffwechsels dar, welches während der vegetativen Thätigkeit der Zelle und des Kerns in oder an den chromatischen Balken und Fäden zur Abscheidung gelangt und noch während der Kernruhe oder zu Beginn der Mitose als eine Art Secret aus dem Kernraum entfernt wird, und zwar entweder in gelöster oder . . . . auch in ungelöster Form". Dass diese Vorstellung auf das Pflanzenreich nicht passt, glaube ich bestimmt behaupten zu können.

Ich habe mich in dieser Arbeit wieder auf den Standpunkt gestellt, dass die Chromosomen von den als Zugfasern bezeichneten Spindelfasern während der Metakinese nach den Spindelpolen befördert werden. Dass diese Auffassung nicht allgemein getheilt wird, ist bekannt und ergiebt sich deutlich aus der Zusammenstellung der Ansichten über diesen Gegenstand, welche V. Häcker in seinem eben erschienenen Buche giebt[3]). Zu den Gegnern der „Contractilität" der

---

1) l. c. p. 114 ff.
2) l. c. p. 116.
3) l. c. p. 73 ff.

Spindelfasern gesellt sich nunmehr auch Alfred Fischer[1]) in seinem Protoplasmabuche. Er behauptet, der Beweis für diese Contractilität sei nirgendwo erbracht. Er selbst möchte die Bewegung der Chromosomen, falls man ihnen nicht eigenes Bewegungsvermögen zuschreiben will, von den allverbreiteten Eigenschaften der Bewegung und des Wachsthums des Protoplasma, an dem auch der Kern theilnimmt, ableiten[2]). Ich glaube zunächst, auf dem eingenommenen Standpunkte verharren zu können. Meine jetzigen Untersuchungen haben mich in ihm nur bestärkt. Freilich muss zugestanden werden, dass auch meine Schlussfolgerungen indirecte sind, da es bis jetzt nicht gelang, die Thätigkeit der Zugfasern am lebenden Objecte zu verfolgen. An diesen ist leider die Spindel nicht deutlich zu unterscheiden. Doch für die den Zugfasern in dieser Arbeit zugesprochene Function spricht, meiner Ansicht nach, an pflanzlichen Objecten, besonders den Pollenmutterzellen, die Zahl und Art, in der sie an die Chromosomen ansetzen. In Büscheln erfassen sie jedes Chromosom, und zwar getrennt zu dessen beiden Seiten. Würden die Chromosomen Eigenbewegungen längs der Spindelfasern ausführen, oder diese Spindelfasern Strömungsbahnen sein, so wäre es wohl naturgemässer, alle Spindelfasern ohne Unterbrechung von einem Spindelpol zum anderen verlaufen zu lassen. Während die Chromosomen sich nach den Polen der Spindel bewegen, nimmt die Länge der Zugfasern ab und die Dichte der polaren Spindelabschnitte meist deutlich zu. Der äquatoriale Raum zwischen den Chromosomen zeigt sich aber zunächst nur von den verhältnissmässig wenigen Stützfasern durchsetzt, welche die

---

1) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma, p. 252.
2) l. c. p. 256.

Spindelpole zuvor schon continuirlich verbanden. Von der Zugfasertheorie aus ist die Befestigung der Spindel an der Hautschicht viel leichter verständlich, als von dem entgegengesetzten Standpunkte. Auch konnte ich zuvor schon in dieser Arbeit für die Zugfasertheorie die Fälle anführen, wie sie in den Wandbelegen mancher Embryosäcke zu beobachten sind, wo die Tochterchromosomen, weil sie nicht eine entsprechende Umbiegung an ihren polaren Enden erfahren, mit einem Theile ihres Körpers über die Pole hinausbefördert werden (Taf. IV, Fig. 190). Die Zugfasern setzen sich an die äquatoriale Umbiegungsstelle der Chromosomen an, auf diese wirkt somit der Zug, sie wird bis in die Nähe des zugehörigen Spindelpoles gezogen, daher das diesem Pol zugekehrte Ende des Tochterchromosoms, da es sich in diesem Falle nicht rechtzeitig umkrümmte, über den Pol hinaus geräth. So ragen denn meist zahlreiche Tochterchromosomen mit dem grössten Theile ihres Körpers dort hervor (Fig. 190), was kaum zu begreifen wäre, wenn sie ihren Weg, aus eigenem Antrieb oder durch Strömungen geführt, längs der Spindelfasern zurücklegen müssten. — Wenn ich von einer Verkürzung der Zugfasern bei der Beförderung der Chromosomen nach den Spindelpolen spreche, so will ich damit nicht ausdrücken, dass ich mich damit ohne Weiteres auf den von V. Häcker als Muskelfadentheorie bezeichneten Standpunkt stelle, der die Spindelfasern als muskulöse Fibrillen betrachtet. Eine Contraction solcher Fibrillen, die als gleichzeitige Verdickung derselben zu erkennen wäre, ist thatsächlich an pflanzlichen Objecten meist nicht zu erweisen. Eine Verdichtung der Spindelenden, während die Tochterchromosomen sich ihnen nähern, lässt sich wohl erkennen, hingegen nicht eine Verdickung der Zugfasern, die ihrer Verkürzung entspräche. Ich nehme

daher an, dass diese Verkürzung, die als solche sicher erfolgt, auf Substanzabgabe aus den Zugfasern beruht. So wie diese Fasern bei ihrer Anlage Nucleolarsubstanz für ihr Wachsthum verwenden, so geben sie jetzt diese Substanz wieder ab und verkürzen sich damit gleichzeitig. Die aus den Zugfasern tretende, zwischen ihnen sich ansammelnde, Nucleolarsubstanz bedingt die zunehmende Tingirbarkeit der polaren Spindelabschnitte, die aus diesem Grunde dichter erscheinen. Durch den Austritt von Nucleolarsubstanz aus den Zugfasern wird wohl auch die in manchen Fällen auf diesen Entwicklungsstadien beobachtete Bildung extranuclearer Nucleolen in der Nähe der Spindelpole zusammenhängen, dann auch das Auftreten färbbarer Substanzmassen zwischen den Stützfasern, die sich nach der Aequatorialebene der Theilungsfigur bewegen. Dort werden diese Substanzmassen weitere Verwendung für die Verbindungsfäden und die anzulegende Hautschicht finden.

Als besonders reich an Kinoplasma hatten sich in den bisherigen Untersuchungen die Embryosackmutterzellen ergeben[1]). Dieses Verhalten ist auch M. und P. Bonin aufgefallen und haben sie die „filaments particuliers“ in dem Protoplasma der Mutterzelle des Embryosacks bei den Liliaceen zum Gegenstand eines besonderen Studiums gemacht[2]). Sie glauben, dass diese „filaments“ als eigenartige Formationen mit besonderer Aufgabe aufzufassen seien. Unserer Erfahrung nach handelt es sich um cytoplasmatische Gebilde, die bis auf Weiteres unter dem Begriff des Kino-

---

1) Vergl. besonders Mottier, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXI, p. 125.

2) Bibliographie anatomique, Année 1898.

plasma zu subsumiren sind. Sie stellen sich, wie M. und P. Bonin richtig angeben, besonders reichlich in den Stadien ein, die der ersten Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle vorausgehen. Sie bilden alsdann Fasern, die zunächst im ganzen Umkreis des Kerns vertheilt sind, sich weiterhin zu faserigen Figuren über und unter dem Kerne vereinigen. M. und P. Bonin haben auch beobachtet, dass die Substanz dieser Fasern sich weiterhin zu mehr oder weniger homogenen Körpern sammeln kann, die sie „masses paranucléaires" nennen, und die alsdann in kleinere Körperchen zerfallen. Diese aus den kinoplasmatischen Fäden hervorgehenden Körper sind unserer Auffassung nach den extranuclearen Nucleolen beizuzählen. Bei richtiger Anwendung des Dreifarbengemisches war es uns stets möglich, den kinoplasmatischen Fasern die für sie charakteristische violette Färbung zu ertheilen.

In den Meristemen der Wurzelspitze von Vicia Faba gelang es, wie schon einmal erwähnt wurde, Charles F. Hottes im hiesigen Institut, ganz ähnliche faserige Bildungen im Cytoplasma durch Cultur bei verhältnissmässig hohen Temperaturen zu erzielen. Ihre Verwandtschaft zu der Spindelfasersubstanz liess sich durch alle Mittelstufen erweisen. Die Bildung des Kinoplasma wurde durch hohe Temperaturen gefördert, wie sie in den Embryosackanlagen aus anderen Ursachen gefördert wird. Umgekehrt ergaben die Versuche und Beobachtungen von Hottes, dass bei abnorm niederen Temperaturen die Bildung von Kinoplasma eine Hemmung erfährt und dass diese Hemmung, in höchst interessanter Weise, sich zugleich auch in einem Zurücktreten der Spindelbildung, sowie der Ausgestaltung von Kernwandungen und Hautschichten offenbart, also an allen jenen Bildungen bemerkbar

macht, welche ich, auf Grund anderweitiger Erfahrungen, für kinoplasmatisch erklärte. Alles dies bestimmt mich, an Filar- oder Kinoplasma und Alveolar- oder Trophoplasma als besonderen Bestandtheilen des Cytoplasma festzuhalten, wenn ich auch gerne zugebe, dass die Alfred Fischer-sche Kritik[1]) gerade in der auf den Bau des Cytoplasma bezüglichen Fragen berechtigt ist, volle Berücksichtigung verdient und zu besonderer Vorsicht bei allen Schlussfolgerungen aus fixirten Präparaten mahnen muss.

Schon wiederholt ist in pflanzlichen Objecten während der Kerntheilungsvorgänge ein Ansatz der Kinoplasmafasern an die Hautschicht beobachtet worden. So hat Belajeff derartige Erscheinungen in den Pollenmutterzellen von Larix geschildert, wobei ich freilich annehmen muss, dass er die Hautschicht und nicht die eigentliche Zellmembran meint, wenn er schreibt: „Die Zellmembran scheint als Stützpunkt den an ihr befestigten und stark gespannten Fäden zu dienen“ [2]). Diese Angabe bezieht sich auf die Prophasen, und weiter schreibt er dann auch[3]): „An den Kernspindelpolen lässt sich noch ein anderes Fadensystem gewahren, deren Fasern keinen Antheil an der Bildung der Kernspindel nehmen und strahlenartig in der Richtung zur inneren Peripherie der Zellmembran divergiren, indem sie letztere in verschiedenen Punkten berühren, wobei sie sich gegenseitig mit den, dem anderen Spindelpole ausstrahlenden

---

1) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma. An vielen Stellen.

2) Zur Kenntniss der Karyokinese bei den Pflanzen, Flora, Ergänzungsband zum Jahrgang 1894, p. 433.

3) l. c. p. 435.

Fäden kreuzen." In den Sporenmutterzellen von Equisetum sah Osterhout bei Anlage der ersten Kernspindel einzelne Kinoplasmafadenbündel bis zur Hautschicht reichen [1]), auch konnte er während der Metaphasen und der Anaphasen bestimmte Kinoplasmafäden von den Spindelpolen, beziehungsweise der Polseite der Tochterkernanlagen bis zur Zellwand verfolgen [2]). Aehnliche Angaben macht Mottier für die Prophasen des ersten Theilungsschrittes in den Pollenmutterzellen von Podophyllum [3]). Von der fertigen Kernspindel des Mutterkerns heisst es: „die Spindelpole sind entweder scharf zugespitzt oder abgestumpft und erreichen nicht immer die Zellwand" [4]). In den Zellen der Wurzelspitze von Allium Cepa schildert Němec [5]) ein „plasmatisches Fasersystem", das während der ganzen Dauer der Kerntheilung fortbesteht. „Bei der völligen Ausbildung der achromatischen Figur verlaufen die Fasern von den Polen derselben zur Zellmembran, wobei sie sich während der Aequatorialplatte allgemein durchkreuzen." Es ist sicher, dass die Fasern mit der Hautschicht sich verbinden, und man kann an der Insertionsstelle meist eine knöpfchenförmige Verdickung der Hautschicht beobachten. Aehnliche Angaben macht neuerdings auch Miehe und weist ausserdem kinoplasmatische Verbindungsfasern zwischen der Wandung eines ruhenden Kerns und der Hautschicht in den Epidermiszellen von Hyacinthus nach. Das stützt seiner Ansicht nach die Meinung, dass die Kernwandung

---

1) Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, p. 160.

2) l. c. p. 164.

3) Daselbst p. 176.

4) l. c. p. 179.

5) Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIII, 1899, p. 320, 321.

kinoplasmatischer Natur sei[1]), und eine kinetische Verbindung zwischen ihr und der Hautschicht bestehe[2]).

Solche in der Litteratur verstreute Angaben liessen sich noch vermehren, doch geht aus ihnen selbst annähernd noch nicht hervor, wie verbreitet die in Betracht kommende Erscheinung in pflanzlichen Zellen ist, wie häufig vor Allem die Kernspindel in Pollenmutterzellen mit ihren Enden an die Hautschicht ansetzt. Der Umstand, der es veranlasste, dass letztere Erscheinung nicht immer auffiel, war dadurch bedingt, dass die Kernspindeln bei der Färbung an ihren Spitzen meist weit weniger Farbstoff aufnehmen. Im Besonderen zeigen sie nicht bei dem Safranin-Gentiana-Orange-Verfahren dort jenen charakteristischen violetten Ton, der ihre übrigen Theile auszeichnet. Ein Object, an dem die Insertion der Spindel an der Hautschicht prägnant ausgebildet ist, wo mir diese Erscheinung daher besonders auffallen musste und in seiner vollen Bedeutung gleich entgegentrat, sind die Pollenmutterzellen von Nymphaea alba. Ich erwähnte schon, dass in den Pollenmutterzellen dieser Pflanze der Mutterzellkern einseitig der Wand genähert liegt (Fig. 156, Taf. III). Dort vollzieht sich, wie früher schon hervorgehoben wurde, die Ausbildung der Kernspindel, und zwar der Hauptsache nach intranuclear. Die excentrische Lage dieses Mutterkerns bedingt es jedenfalls, dass er während der Spindelbildung eine ähnliche Abflachung und Krümmung erfährt, wie sie die Tochterkerne von Pollenmutterzellen in entsprechender Lage oft aufweisen. Unsere Figuren 158, Taf. III, und 159, Taf. IV,

---

1) Histolog. u. experim. Unters. über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monocotylen, Bot. Centralbl., Bd. LXXVIII, 1899, p. 388.

2) l. c. p. 390.

welche Seitenansichten dieses Mutterkerns darstellen, geben über sein Verhalten Aufschluss. Sie zeigen zugleich den Verlauf der im Inneren der Kernhöhle auftretenden Spindelfasern und ihre mangelhafte Centrirung an den beiden Polen. Dort vereinigen sie sich zunächst zu gesonderten, mehr oder weniger weit auseinanderstehenden Büscheln. Auch an der vorgewölbten Aussenseite des Kerns können die Fasern spitz zusammenlaufen. Aehnliche Bilder wie die Seitenansichten geben auch Aussen- und Innenansichten des Kerns, wobei aber der gewölbte Verlauf der Fasern die Beobachtung erschwert. In solcher Ansicht erscheinen die Pole auch breiter. In Seitenansicht stellen sich die Spindelanlagen meist diarch dar, mit mehr oder weniger ausgeprägter Multipolarität. Daher auch die Angabe von Guignard[1]) zutrifft: „die Bildung der pluripolaren Spindelanlagen scheint ziemlich häufig bei Nymphaea zu sein; doch dürfte sie nicht immer der endgiltigen bipolaren vorausgehen“, — nur möchte ich an Stelle von pluripolar und bipolar in diesem Falle pluripolar polyarch und pluripolar diarch setzen. Der linsenförmige, jetzt nicht nur an seiner Aussenseite, sondern auch an seiner Innenseite vorgewölbte Kern, spitzt sich nun an seinen Polen immer mehr zu, wobei die Spindelfasern dort in immer grösserer Anzahl convergiren. Die sich streckenden Spindelenden erfahren dabei die früher schon geschilderten Krümmungen und befestigen sich schliesslich an der Hautschicht (Fig. 159, 160, Taf. IV). Sind die Spindelpole besonders stark gekrümmt, so erscheinen sie der Hautschicht eine Strecke weit angeschmiegt. Es ist klar, dass Mikrotomschnitte, welche nicht in der Krümmungsebene der Spindel liegen, ihre um-

1) l. c. p. 183.

gebogenen Enden und ihren Anschluss an die Hautschicht nicht zeigen können. Aus solchen Schnitten erhält man vielmehr den Eindruck, als wenn die Spindel stumpf im Cytoplasma endigen möchte. Die gekrümmte Kernspindel zeigt die Gestalt einer Mondsichel, unter Umständen, doch nur selten, sogar die Form eines **S**. Die Trennung der Tochterchromosomen vollzieht sich, ohne dass die Kernspindel ihre Lage ändert. Die Tochterchromosomen bleiben in einiger Entfernung von den stark zugespitzten und verschmälerten Enden der Spindel stehen, und letztere treten dann, sich dunkler färbend, besonders deutlich in den Präparaten vor. Entsprechend der excentrischen Lage der Tochterkernanlagen nimmt auch der Complex der Verbindungsfäden anfangs diese Lage ein (Taf. IV, Fig. 163, 164). Letztere bedingt es dann auch nicht selten, dass der Saftraum der Tochterkerne sich zunächst ungleichmässig ausbildet, mit Bevorzugung der nach der Zellmitte gewandten Seite. Dann erscheinen die Kernanlagen in jener Richtung wie angeschwollen (Fig. 164, Taf. IV). Das gleicht sich aus, wenn sie bei zunehmender Ausbreitung des Verbindungsfadencomplexes, nach der Mittelebene der Zelle gelangen. — Ebenso wie die Mutterkernspindel der Pollenmutterzelle von N y m p h a e a a l b a, sind auch ihre Tochterkernspindeln mit gestreckten, mehr oder weniger gekrümmten Enden versehen, welche an die Hautschicht des Protoplasten anschliessen (Taf. IV, Fig. 166). Wie an der Mutterkernspindel die Tochterchromosomen, so bleiben auch an den Tochterkernspindeln die Enkelchromosomen in einiger Entfernung von den Spindelenden stehen. Sie treten nicht in die stark verjüngten Spindeltheile ein. Diese collabiren dann alsbald wie beim ersten Theilungsschritt und bilden einen ziemlich dichten und sich ziemlich stark färbenden,

gekrümmten Fortsatz, dessen Krümmung der Hautschicht folgt, deren Ende ihr angeheftet ist (Fig. 166, 168, 169). Bald wird übrigens dieser Spindelfortsatz, ebenso beim ersten wie beim zweiten Theilungsschritt, auf die Kerne eingezogen, wobei er an Dicke abnimmt, an Färbbarkeit verliert und schliesslich schwindet (Fig. 171). Auch Guignard giebt an, dass die Chromosomen bei Nymphaea die Spindelpole nicht erreichen und das letztere alsbald in dem Cytoplasma unkenntlich werden [1]).

In anderen Pollenmutterzellen ist es meist schwieriger, die Kernspindeln bis an die Hautschicht zu verfolgen; in manchen Fällen gelang mir dies erst, nachdem mich Nymphaea auf dieses Verhalten aufmerksam gemacht hatte. Dass der Mutterkern eine so excentrische Lage wie bei Nymphaea zeige, ist mir in den untersuchten Pollen- und Sporenmutterzellen nicht wieder vorgekommen. Ebenso blieb Nymphaea durch die vorwiegend intranucleare Ausbildung der Spindel im Mutterkern vor anderen Objecten ausgezeichnet. Andererseits zeigte sich, dass es eine sehr verbreitete Erscheinung in Pollenmutterzellen ist, dass ihr Mutterkern, auch bei centraler oder annähernd centraler Lage, seine Spindelpole bis zur Hautschicht streckt, und dass dieser Vorgang dann auch an den Tochterkernen sich wiederholt. Hieraus lässt sich wohl folgern, dass die Hautschicht den Zellkernen einen besonders günstigen Stützpunkt für Ausführung ihrer Theilungsvorgänge bietet. Jedenfalls stellt die Befestigung an der Hautschicht das einfachste Mittel dar, um einen solchen Stützpunkt zu erlangen. Demgemäss sieht man auch, dass diese Befestigung bis zu Beginn der Anaphasen vorhält. Die starke Verjüngung, welche die Spindeln

---

1) l. c. p, 186, 187.

an ihren Enden hierbei erfahren, bedingt naturgemäss, dass die Chromosomen bei ihrem Auseinanderweichen in messbarer Entfernung von den Spindelenden stehen bleiben. Erst wenn die Chromosomen ihren Bestimmungsort erreicht haben, beginnen die Spindelenden zu schwinden, indem sie auf die Kernanlagen eingezogen werden. Hierbei erscheinen sie zunächst als einfacher Faden (Taf. IV, Fig. 171), der schliesslich nicht mehr zu unterscheiden ist. — Eine Streckung der Spindelenden bis zur Hautschicht habe ich beim ersten wie beim zweiten Theilungsschritt auch in den Pollenmutterzellen von Iris-Arten, von Funkia Sieboldiana, Butomus umbellatus, beobachten können. Die Spindelenden waren dabei oft gekrümmt. Bei Lilium-Arten ist die Anheftung der Kernspindeln an der Hautschicht beim zweiten Theilungsschritt stets sicher zu constatiren, wenn auch die schwächere Färbung der Spindelenden oft die Beobachtung erschwert. Auch die Spindeln des ersten Theilungsschrittes lassen sich bei dieser Pflanze nicht selten bis zur Hautschicht verfolgen, in vielen Fällen gelingt das aber nicht, und dann schien thatsächlich eine solche Anheftung nicht vorzuliegen. Unter Umständen setzt die erste Spindel von Lilium nicht mit einer einzigen Spitze, sondern mit mehreren Faserbündeln an die Hautschicht an. Die Pollenmutterzellen dieser Pflanze sind im Allgemeinen nicht kuglig, sondern ellipsoidisch, und die erste Spindel dann in der Richtung der grösseren Achse orientirt. — Bei Allium fistulosum zeigten die Spindeln in ihrer Befestigung ein wechselndes Verhalten, reichten nicht immer zur Hautschicht. Es fiel mir unter Umständen eine besonders starke Ausbildung der Stützfasern in der ersten Spindel dieser Pollenmutterzellen auf, und es schien, als bestehe ein gewisser Zusammenhang zwischen dieser Ver-

stärkung der Stützfasern und dem Ausbleiben einer Befestigung an der Hautschicht. Bei Larix europaea erreicht die erste Spindel der Pollenmutterzellen mit ihren stark verjüngten Enden ebenfalls oft die Hautschicht, sie kann aber auch früher schon aufhören. Dann lässt sich, an sehr zarten Schnitten bei besonders guter Tinction, vielfach ein System von Kinoplasmafäden nachweisen, das bis zur Hautschicht reicht, und das die Kernspindel in ihrer Lage befestigt. Einen besonders instructiven Fall habe ich in Fig. 155, Taf. III, abgebildet, wobei ich die Figur auf das eine Spindelende beschränkte. Da kreuzt sich in dem Bilde an dem Spindelpol eine ganze Anzahl von Kinoplasmafäden, ein Gerüstwerk bildend, von welchem aus besonders kräftige Kinoplasmafäden sich zwischen den Waben des Trophoplasma bis zur Hautschicht fortsetzen. Dieses Bild war in anderer Beziehung noch belehrend, denn es traten in ihm mit besonders schön violetter Färbung und scharfer Abgrenzung die Kinoplasmafäden aus dem braunen Trophoplasma hervor. Dieselbe intensiv violette Färbung zeigten auch die Spindelfasern. — Eine andere Art der Spindelbefestigung, wie die bisher geschilderten, hat Hemerocallis in ihren Pollenmutterzellen aufzuweisen. Schon aus den Figuren von Juel war zu ersehen[1]), dass die primäre Kernspindel nicht bis zur Hautschicht reicht. Es giebt auch Juel bereits richtig an[2]), dass diese Spindel in einer dichteren Cytoplasmazone endet, welche zwischen ihr und der Hautschicht liegt. Diese dichtere Zone besteht aus Trophoplasma. Sie differenzirt sich im Cytoplasma während der Prophasen und erscheint vom Kern wie von der Haut-

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. VI.
2) l. c. p. 208.

schicht durch minder dichtes Trophoplasma getrennt. In ihr enden während der Spindelbildung bereits die meisten Kinoplasmastrahlen, die von der Kernoberfläche gegen die Peripherie verlaufen; in sie taucht dann mit ihren Enden die fertige Spindel ein. Es ist somit, als wäre hier in jener dichteren Cytoplasmazone eine besondere Einrichtung zur Befestigung des Mutterkerns während seiner Theilung getroffen. Erst wenn die Tochterchromosomen an ihren Bestimmungsort gelangten und die Anlage der Tochterkerne begonnen hat, fängt die dichtere Zone an, sich zu vertheilen. Sie stellt sich während der Prophasen der zweiten Theilung aber wieder ein und hält etwa so lange wie beim ersten Theilungsschritt an[1]), scheinbar mit der nämlichen Aufgabe. — Hemerocallis sehr ähnlich dürften sich, nach der Schilderung und den Abbildungen von Anstruther A. Lawson[2]), die Pollenmutterzellen von Cobaea scandens verhalten. Ihre Spindeln werden auch in einer dichteren Protoplasmazone erzeugt, die Lawson als Perikaryoplasma bezeichnet, und an diese Zone setzen die Spindelpole an. So tief wie bei Hemerocallis tauchen sie in dieselbe aber nicht ein und damit mag wohl zusammenhängen, dass für eine weitere Fixirung der Kernspindel in der Umgebung Sorge getragen ist. Von ihren Polen gehen zahlreiche Kinoplasmastrahlen aus, die vornehmlich in der Richtung des Aequators verlaufen und sich dort kreuzen. Sie durchsetzen den lichten Raum, welcher die dichtere Trophoplasmazone umgiebt und in dem die Spindel gleichsam suspendirt

---

1) Vergl. auch Juel, l. c. p. 211.

2) Some Observations on the Development of the Karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of Cobaea scandens, Proceedings of the California Acad. of Sc., 3. Series, Botany, Vol. I, No. 5, 1898, p. 169, Taf. XXXIII bis XXXVI.

ist. Ich möchte annehmen, dass hier, weil die Befestigung an den Polen selbst eine mangelhafte ist, diese extranuclearen Kinoplasmastrahlen nicht nur die Spindel fixiren, sondern auch die Function ihrer Stützfasern während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen unterstützen müssen. Es liessen sich daher diese Kinoplasmastrahlen in gewissem Sinne als extranucleare Stützfasern bezeichnen. — Auch in den Pollenmutterzellen von Helleborus foetidus erreicht die Kernspindel nicht die Hautschicht. Sie schliesst mit ziemlich stumpfen Polen ab. Eine etwas dichtere Zone aus Trophoplasma, in der sie liegt, mag auch hier zu ihrer Befestigung beitragen. Doch reicht diese Befestigung jedenfalls nicht aus, da frühzeitig, wie bei Cobaea, die Neigung sich geltend macht, Kinoplasmastrahlen von den Spindelfasern aus nach der Aequatorialebene zu entsenden. Diese extranuclearen Stützfasern hat Mottier hier bereits zur Darstellung gebracht[1]). Man sieht sie in seinen Bildern auch während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen[2]); in besonders grosser Zahl entspringen sie der Aussenseite der in Bildung begriffenen Tochterkerne[3]). Aehnliche Strahlungen, unter ähnlichen Bedingungen, hat Mottier auch für die in Theilung begriffenen Zellkerne von Podophyllum, Mutter- wie Tochterkerne, abgebildet[4]). Ich kann Mottier's Angabe durchaus bestätigen. Die Kernspindeln von Podophyllum erreichen die Hautschicht nur ausnahmsweise, enden im Allgemeinen im Cytoplasma, daher auch ihre besondere Befestigung dort nöthig wird. Man erlangt bei Podophyllum

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. V, Fig. 60.
2) l. c. Fig. 62.
3) l. c. Fig. 63.
4) l. c. Fig. 35 bis 49.

leicht sehr scharfe Färbungen der Spindeln und der freien Kinoplasmafäden, wodurch ihr Studium sehr gefördert wird. Die Mutterspindeln von Podophyllum erreichen häufiger als die Tochterspindeln die Hautschicht. Von spitzeren Mutterspindeln lässt sich unter Umständen ein zarter Kinoplasmafaden als directe Fortsetzung bis zur Hautschicht verfolgen. — Osterhout hat sehr schöne Kinoplasmastrahlung in den Sporenmutterzellen von Equisetum dargestellt [1]). — Meine Erfahrungen an Pollenmutterzellen lehrten mich, dass die Stärke der Kinoplasmastrahlung bei derselben Pflanze veränderlich sein kann, von bestimmten Bedingungen daher abhängen muss. Charles F. Hottes gelang es denn auch in der That, in den Geweben der Wurzelspitze von Vicia Faba durch höhere Temperaturen die Strahlung zu steigern. In Pollenmutterzellen mag unter Umständen auch schon die Nothwendigkeit nach einer besseren Befestigung der Spindel als Reiz wirken und die Ausbildung extranuclearer Stützfasern fördern.

Die nämliche Bedeutung wie die extranuclearen Stützfasern, die von centrosomenlosen Spindelpolen und von Tochterkernanlagen der höher organisirten Gewächse ausgehen, haben meiner Ansicht nach auch die kinoplasmatischen Strahlungen an den mit Centrosomen abschliessenden Spindelpolen bei Thallophyten und Bryophyten. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Oogonien der Fucaceen, wo die in dem gemeinsamen Cytoplasma vertheilten Kerne vor jedem Theilungsschritt sich durch kinoplasmatische Polstrahlungen in dem alveolaren Trophoplasma ihrer Umgebung befestigen. Diese Strahlen sind in den mit Safranin-Gentiana-Violett-Orange behandelten Präparaten in violetter

---

1) l. c. Taf. II, Fig. 17 und 18.

Färbung gegen das alveoläre, braun getönte Trophoplasma abgesetzt[1]). Farmer und Williams wollen diese Strahlen nicht als einen fortbestehenden Bestandtheil des Cytoplasma gelten lassen, vielmehr nur als den sichtbaren Ausdruck einer gegebenen Phase der protoplasmatischen Thätigkeit[2]). Die Gründe, die meine Auffassung in anderer Richtung bestimmten, habe ich früher angeführt[3]) und möchte sie auch heute noch gelten lassen.

In kurzen Zellen der Meristeme von Vegetationspunkten sieht man die Kernspindel mit ihren Polen sehr oft die Hautschicht erreichen. In grösser gewordenen Zellen, die bereits Safträume führen, aber sich noch weiter theilen, bleibt die Theilungsfigur im Zellraume suspendirt. Es lassen sich von ihr in manchen Fällen Kinoplasmafäden bis zur Hautschicht verfolgen, in anderen Fällen nicht, und dann frägt es sich, ob sie überhaupt vorhanden sind. Unter Umständen macht es den Eindruck, als wenn in solchen Zellen auch die Vertheilung der Safträume zur Fixirung der Theilungsfigur beitragen könnte. Aehnliche Verhältnisse, wie die geschilderten, gelten auch für die in Theilung begriffenen, inhaltsarmen Zellen der Antherenwandungen und Samenanlagen. Unter Umständen findet man in solchen inhaltsarmen Zellen die Kernspindel schräg gestellt, während die spätere Zelltheilung eine rechtwinklige Orientirung der Zellplatte verlangt. Dann vollzieht sich während der Ausbildung des Verbindungsfadencomplexes die Lagenänderung.

---

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, Taf. XVII, Fig. 11 bis 18; auch Bretland Farmer und Williams, Philos. Transact. Royal Society of London, Ser. B, Vol. CXC, 1898, Taf. XIX, XX.

2) l. c. p. 642.

3) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 383.

Alle die überaus zahlreichen Theilungsbilder, die ich bei Metaphyten bisher studirte, habe ich auch auf die noch immer controverse Centrosomenfrage geprüft. Auch wurden dieser Frage besondere Arbeiten im hiesigen Institut gewidmet, deren Veröffentlichung bevorsteht. Es blieb kein Mittel der mikroskopischen Technik und kein Mittel der Beeinflussung durch künstliche Cultur unberücksichtigt, wenn sich hoffen liess, dass es das Sichtbarwerden der Centrosomen fördern könnte. Alle so gewonnenen Präparate lagen mir aber zur näheren Prüfung vor.

Zunächst sei betont, dass es durchaus begründet ist, wenn Guignard geltend macht, dass ein Fehlen der Centrosomen bei den Cormophyten zwischen diesen einerseits, den Thallophyten und den Thieren andererseits, einen Gegensatz schafft, der bei den sonstigen Uebereinstimmungen in dem Zellenbau und den Kerntheilungsvorgängen zum Mindesten überraschend sei[1]). Diese Empfindung theilte ich auch, war daher von jeher bemüht, die Centrosomen bei den Metaphyten aufzufinden, und habe viel Arbeit auf deren vergeblichen Nachweis verwandt. Derselbe Gesichtspunkt, der Guignard leitet und den ich als voll berechtigt anerkenne, hat auch Flemming bestimmt, in seiner kritischen Uebersicht der cytologischen Arbeiten aus den Jahren 1896—1897[2]) einige Zweifel über die im hiesigen botanischen Institut in dieser Richtung erlangten Resultate zu äussern. Wir hätten fast durchweg an Objecten gearbeitet, welche mit Flemming'schem oder Hermann'schem Osmiumgemisch fixirt

1) Les centrosomes chez les végétaux, Comptes rendus de l'Acad. Paris, 27 décembre, 1897.

2) Morphologie der Zelle, IX a. In den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgeg. von Merkel und Bonnet, 1897, p. 241.

und mit Safranin-Gentiana-Orange oder dem Heidenhain-schen Eisenhämatoxylin gefärbt worden seien. Diese Methoden führten aber nur zu oft, besonders an aufgeklebten Paraffinschnitten, zu negativen Resultaten. Auch in dem vor kurzem erschienenen Berichte über die Jahre 1897—1898 möchte Flemming[1]) auf seinem Standpunkt verharren, giebt aber zu, dass die negativen Ergebnisse des hiesigen Instituts eine Aufklärung verlangen, und zwar an denselben Objecten, an welchen die Untersuchungen angestellt waren. Flemming selbst hat diese Objecte vorläufig untersucht, aber mit dem Material Schwierigkeiten gehabt, und er gesteht gern, bis jetzt noch keinerlei sichere Präparate erhalten zu haben, die für die Anwesenheit von Centralkörpern bei den höheren Pflanzen sprechen. Doch, fügt Flemming hinzu, wenn man weiss, wie schwer in vielen anderen Fällen die Darstellung der Centralkörper gelingt, so wird man auch in diesem Falle an der Möglichkeit dieses Nachweises noch nicht verzweifeln. In seinem Berichte über die Jahre 1896—1897 liess Flemming auch als eine Schwierigkeit für die Annahme von Centralkörpern bei den höheren Pflanzen die vielfach multipolare Anlage ihrer Spindel gelten. Diesen letzten Einwand sucht Guignard in seiner letzten Veröffentlichung[2]) zu entkräften, indem er auf solche pluripolare Spindeln hinweist, die bipolaren, mit Centrosomen versehenen Spindeln im Thierreich vorausgehen. Er bezieht sich hierbei im Wesentlichen auf die Zusammenstellung, die Häcker von multipolaren thierischen Spindeln gab[3]), wobei aber Häcker sich sehr reservirt über die Natur der an solchen

1) Morphologie der Zelle, IX. In den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1898, p. 429.

2) Ann. des sciences nat., Bot., Sér. VIII, T. V, p. 211.

3) Biol. Centralblatt, 1897, Bd. XVII, p. 722 ff.

Spindeln beobachteten färbbaren Körperchen äusserte[1]). Es mag bei alledem sein, dass beispielsweise, den Angaben von Moore entsprechend, bei der Spermatogenese von Branchiopus in den früheren Phasen der Mutterzellen die achromatischen Fäden des Zellplasmas nach mehreren (6—8) färbbaren Körperchen, den „Pseudosomen" convergiren, welche dann später mit einander verschmelzen und so die Centrosomen bilden. Ich selbst fasste eine solche Möglichkeit für Pellia ins Auge, deren mit Centrosomen versehenen Spindeln öfters mit dreipoliger Anlage beginnen[2]). — Die Entscheidung in der schwierigen Frage, ob die höher organisirten Gewächse Centrosomen besitzen oder nicht, muss nach Alledem nicht auf dem Wege des Vergleiches, sondern der directen Beobachtung angestrebt werden. Guignard glaubt auch auf Grund seiner neuesten Untersuchungen sich für die Existenz von Centrosomen bei höheren Gewächsen aussprechen zu müssen, während ich selbst mich genöthigt sehe, den in den Cytologischen Studien[3]) von uns vertretenen Standpunkt auch heute festzuhalten. Ich glaube dieses um so mehr thun zu können, als meine Untersuchungen seitdem eine sehr bedeutende Ausdehnung erfahren haben, und zwar unter Anwendung aller erdenklichen Mittel, selbstverständlich auch jener, welche pflanzliche Centrosomen bei niederen Gewächsen, die solche besitzen, deutlich hervortreten lassen. Vor Allem möchte ich aber den sorgfältigen und gewissenhaften Untersuchungen von Guignard und auch der Vorsicht, mit der er in seinen letzten Veröffentlichungen seine

---

1) Ebenso behandelt er diese Frage als unentschieden in Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, p. 131.

2) Karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 177.

3) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 155.

Meinung äussert, volle Anerkennung zollen. Guignard giebt ohne Weiteres zu, nicht überall, wo sie zu erwarten waren, jene Körperchen gefunden zu haben, die er als Centrosomen deuten möchte. Er berichtet beispielsweise für Nymphaea alba, dass an pluripolaren Spindelanlagen die Enden der Büschel öfters besondere Körperchen zeigen, dieselben in anderen Fällen sich durch die Reagentien nicht an allen Polen nachweisen lassen [1]). An der fertigen bipolaren Spindel von Nymphaea alba sieht Guignard an den nach dem Biondi'schen Verfahren tingirten Präparaten das eine Mal je ein grünliches, von einer röthlichen Zone umgebenes Körperchen an beiden Polen, das andere Mal nur an einem Pole mehrere Körperchen ohne gefärbte Zone. In den Prophasen der Theilung hat Guignard eine deutliche Strahlung von solchen Körperchen nicht beobachten können, wohl aber waren sie in manchen Fällen sehr deutlich auf späteren Stadien. Unter Umständen fehlten die Körperchen an den Enden der Spindel, während diese Enden selbst aus Körnchen bestanden, welche zu einem feinen Faden an einander gereiht waren [2]). Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen an Nymphaea möchte ich die Angaben Guignard's als solche nicht in Abrede stellen, doch den unter Umständen an den Spindelenden sich einfindenden Körnchen nicht dieselbe Bedeutung beilegen. Erwähnt sei, dass meine Präparate nicht allein mit Chrom-Osmium-Essigsäure fixirt und mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt waren, sondern dass ich auch verschiedene andere zur Darstellung der Centrosomen bewährte Methoden der Fixirung und Färbung benutzte. Im Besonderen kam auch das Guignard'sche

---

1) Ann. des sciences nat., Bot., l. c. p. 183, 184.

2) l. c. p. 185.

Chromsäure-Eisenchlorid-Essigsäure-Gemisch[1]) beim Fixiren, sowie das Biondi'sche Verfahren beim Färben zur Anwendung. Die Zeit der Einwirkung des Farbengemisches musste genau ausprobirt werden, um die von Guignard angegebenen Farbeneffecte zu erzielen. Wir färbten zunächst viel zu lange und kamen erst durch fortgesetzte Kürzung der sonst vorgeschriebenen Zeit zu dem erwünschten Ergebniss. Manche besonders gute, aber wenig haltbare Präparate erzielten wir durch einige Secunden dauernde Einwirkung des Farbengemisches. Recht instructive Bilder gewannen wir auch aus Mutterzellen, die mit dem Carnoy-schen Essigsäure-Alcohol fixirt und hierauf mit dem Biondischen Farbengemisch tingirt wurden. Wir hatten in diesen Fällen zu der Lösung des Grübler-Hollborn'schen Pulvers noch etwas Säurefuchsin und Methylgrün zugesetzt.

Als ein mehr ins Gewicht fallender Unterschied zwischen den von Guignard und von mir gewonnenen Ergebnissen wäre hervorzuheben, dass ich fast stets die Spindelenden in den Pollenmutterzellen von Nymphaea an der Hautschicht inserirt finde. Für gewöhnlich ist diese Insertionsstelle an der Hautschicht als kleine Anschwellung markirt. So ähnlich erwähnt auch Němec, wie ich schon einmal anführte, knöpfchenförmige Anschwellungen der Hautschicht an den Insertionsstellen der Kinoplasmafäden in sich theilenden Zellen der Wurzelspitze von Allium Cepa[2]). Unter Umständen kann eine solche Insertionsstelle der Spindel in den Pollenmutterzellen von Nymphaea an der Hautschicht einige Körnchen aufweisen, die sich stärker färben, in anderen Fällen erscheint sie nur etwas stärker licht-

1) Les centres cinétiques, l. c. p. 178.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, 1899, p. 321.

brechend. Ist ein dem Beobachter zugewandtes Ende einer umgekrümmten Spindel durchschnitten worden, so erscheint es öfters wie ein stärker lichtbrechendes Korn, das nach der Biondi'schen Färbung röthlich oder grünlich hervorleuchtet. Besonders häufig weist ein Spindelende eine Reihe von Körnchen auf, die perlschnurförmig auf einander folgen und wie die Spindelenden überhaupt sich etwas abweichend färben. Die Zahl dieser Körnchen nimmt bedeutend zu in den Anaphasen, wenn die Tochterchromosomen ihren Bestimmungsort erreichten, das Spindelende nunmehr dicker wird und sich dunkler färbt. Dann ist die Gesammtmasse dieses Spindelendes körnig und zieht sich auch zu einer körnigen Kappe weiterhin auf die Tochterkernanlage zurück. An den Polen multipolarer Spindelanlagen der Pollenmutterzellen von Nymphaea alba sah ich nur ausnahmsweise etwas von körnigen Bildungen, niemals aber solche Körnchen, die ich als Centrosomen hätte deuten können. — Dieselbe Mühe wie bei Nymphaea habe ich auf der Suche nach diesen Gebilden in anderen Pollenmutterzellen und Embryosackanlagen verwandt. Im Besonderen studirte ich in dieser Beziehung die Pollenmutterzellen von Iris squalens und Helleborus foetidus; hierauf auch von Tradescantia virginica, weil letztere Pflanze zu jenen gehört, für welche Centrosomen mehrfach angegeben wurden. Sehr ausgedehnte Erfahrungen hatte ich Gelegenheit an Wurzelspitzen von Vicia Faba zu sammeln und zwar an Präparaten, die im hiesigen Institut in der verschiedensten Weise fixirt und gefärbt worden waren. Da lagen ausser Anderem auch Fixirungen und Färbungen nach dem von Guignard empfohlenen Verfahren[1]) mit Chromsäure-Eisen-

1) l. c. p. 178.

chlorid-Essigsäure und dem Biondi'schen Gemisch vor. Sie hatten zum Theil sehr schöne Bilder ergeben, die in Betreff der Centrosomen zu negativen Resultaten wohl kaum geführt hätten, wenn solche vorhanden gewesen wären. Die Kerntheilungen in den Wurzelspitzen sind mir jetzt so genau bekannt und so eingehend im hiesigen Institut studirt worden, dass ich an der vorangeschickten Behauptung wohl festhalten darf, trotzdem John H. Schaffner[1]) wohlausgebildete Centrosomen als „characteristic bodies" für diese Objecte zur Darstellung bringt. Schaffner hat die Wurzelspitzen von Allium Cepa untersucht, die Fixirungen mit Chrom-Essigsäure, die Färbungen mit Safranin-Gentianaviolett oder Eisen-Hämatoxylin, auch mit beiden zugleich, vorgenommen. Die Bilder, die er erhielt, konnten somit schwerlich von den unserigen abweichen. Er will ebenfalls Centrosomen in den Pollenmutterzellen von Sagittaria variabilis an den Spindelenden gesehen haben, und die nämlichen Angaben macht sein Schüler Edward L. Fulmer[2]) für die Zellen der Keimlinge von Pinus Laricio und silvestris. — Schaffner[3]) giebt an, in der Wurzelspitze von Allium Cepa schön entwickelte Cytoplasmastrahlungen um die von ihm als Centrosomen gedeuteten Gebilde beobachtet zu haben. Was Charles F. Hottes im hiesigen Institut in Wirklichkeit erhalten hat, sind kleine intensiv gefärbte Körnchen, die unter Umständen in Ein- oder Zweizahl auch an einem Spindelpol, oder häufiger noch an der Polseite einer Tochterkernanlage liegen und als solche, in einer Zeichnung wiedergegeben,

---

1) Karyokinesis in the Root Tips of Allium Cepa, Bot. Gazette, Vol. XXVI, 1898, p. 225, Taf. XXI.

2) Cell Division in Pine Seedlings, daselbst p. 239.

3) l. c. p. 228.

den Eindruck von Centrosomen hervorrufen können. In den Wurzelspitzen von Allium Cepa ist das weit häufiger als bei Vicia Faba der Fall. Strahlungen um solche Körnchen waren an hiesigen Präparaten nicht zu beobachten, und was noch wichtiger, sie fehlen an den Polen meist und konnten ebenso gut auch in beliebigen anderen Stellungen innerhalb des Cytoplasmaleibes auftreten. In der Wurzelspitze von Allium Cepa bevorzugten sie in der That oft die polaren Lagen in den Theilungsbildern, was nicht auffällig ist, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach Nucleolarsubstanz vorstellen und somit unserer Auffassung nach in Beziehung zur Substanz der Kinoplasmafasern stehen. Sie gehören in dieselbe Kategorie von Gebilden, wie sie von uns zuvor schon bei Besprechung der Nucleolen der höheren Pflanzen und ihrer Verwendung behandelt wurde. Nach den Versuchen von Hottes wird das Auftreten dieser Gebilde durch niedere Temperaturen begünstigt, doch lassen sie sich auch, wenn auch seltener, unter gewöhnlichen Culturbedingungen beobachten. Auch Němec hat sie gesehen und in einem Aufsatze „Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von Allium Cepa" geschildert[1]). Er giebt an, dass, je mehr die Chromosomen sich dem Spindelpole nähern, um so mehr die faserige Structur dieser Pole schwindet. Sie würden weiterhin fast ganz homogen, dann körnig, und man fände an ihrer Stelle schliesslich ein oder mehrere kugelige Körperchen, welche dieselben Eigenschaften zeigen wie der Nucleolus. Diese Körperchen liegen nach Němec gewöhnlich in einer Vertiefung am Pole des sich reconstruirenden Kernes und werden später in das Kerninnere aufgenommen,

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIII, p. 313.

wo sie unter Umständen noch in der Nähe des ehemaligen Poles lange nachweisbar bleiben können[1]). Einige Abbildungen von Němec, so im Besonderen seine Figur 24 (l. c. Taf. III), lassen sich unmittelbar den Schaffnerschen zur Seite stellen und erklären ihre Entstehung. So auch fiel Němec die Begünstigung des Eintretens dieser Erscheinung durch niedere Temperaturen auf. Er giebt an[2]), es sei interessant, „dass öfters an den Polen der Figuren", nach Einfluss niedriger Temperaturen, „kleine Körnchen erscheinen, die erythrophil sind und sonst die Eigenschaften wie die Nucleolen zeigen". — Wo wir selbst in den Zellen der Wurzelenden Strahlungen an Spindelpolen und den Polen junger Kernanlagen beobachten konnten, waren sie für gewöhnlich nicht nach irgend welchem körnig ausgestalteten Gebilde orientirt. Aus dem Vorhandensein einer Strahlung darf sicher noch nicht auf das Vorhandensein von Centrosomen geschlossen werden. In diesem Sinne äussert sich neuerdings auch R. Hertwig[3]). Er findet, dass bei Actinosphaerium, wo sich in den Secundärcysten die Neubildung des Centrosoma beobachten lässt, die Protoplasmastrahlung schon vor Bildung des Centrosoma vorhanden ist. R. Hertwig möchte daher „der Erwägung Raum geben, ob man in der Neuzeit in der pflanzlichen und thierischen Histologie nicht allzu sehr bereit war, aus der Anwesenheit von Strahlungen einen Rückschluss auf die Anwesenheit von Centrosomen zu

---

1) l. c. p. 330.

2) Ueber den Einfluss niedriger Temperaturen auf meristematische Gewebe, Sond.-Abzug, p. 7, 8.

3) Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni, Abh. d. K. bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., Bd. XIX, 1898, p. 700.

machen und demgemäss etwaige, wenn auch undeutliche, Structuren als solche zu deuten, was zur Folge haben muss, dass man, die Centrosomen für Dauerorgane der Zelle erklärend, sich selbst der Möglichkeit beraubt, über ihre Entwicklung ins Klare zu kommen."

Dass nicht mir allein, und meinen Mitarbeitern im hiesigen Institut, der Nachweis der Centrosomen bei höheren Pflanzen misslang, geht aus anderweitigen Litteraturangaben hervor. Bretland J. Farmer hatte schon 1895 in seinem Aufsatz „Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren, besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage" [1]) erklärt, dass es ihm nicht gelungen sei, sie mit Hülfe der von Guignard, Heidenhain, Reinke und Anderen empfohlenen Methoden nachzuweisen. Er habe keine Schwierigkeit mit den Centrosomen in den keimenden Sporen von Pellia und bei der Spindelbildung in den Sporenmutterzellen von Aneura gehabt, ebenso sah er sie deutlich in den Zellen von Sphacelaria scoparia, jedoch nicht in den Pollenmutterzellen von Lilium. Wenn sie dort somit vorhanden seien, so müssten sie, meint Farmer, eine sehr obscure Existenz führen, wenigstens habe er sich von derselben durchaus nicht überzeugen können. Farmer kam später noch einmal auf dieselbe Frage in einem Aufsatz „The alleged universal Occurence of the Centralkörper" zurück, ohne seine Ansicht zu ändern [2]). — In seiner Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns [3]) bemerkt A. Zimmermann, dass er bei seinen Bemühungen, in verschiedenen pflanzlichen Organen die Centrosomen sichtbar zu machen,

---

1) Flora, 1895, p. 58, 59.

2) Anatom. Anzeiger, Bd. XIII, 1897, p. 329.

3) 1896, p. 61.

obwohl er namentlich auch die bei thierischen Objecten fast ausnahmslos zum Ziele führenden Fixirungs- und Tinctionsmethoden in der verschiedensten Weise mit einander combinirte, in keinem Falle distinct gefärbte Körper habe beobachten können, die er unzweifelhaft als Centralkörper hätte deuten können. Raciborski[1]) hebt bei Besprechung des Zimmermann'schen Buches diesen Punkt hervor und fügt hinzu, zu ähnlichen Ergebnissen gelangt zu sein. Zwar sah er in manchen Fällen, an der Spitze der Kernspindeln auch der höher organisirten Pflanzen, Gebilde, die mit Centrosomen Aehnlichkeit hatten, doch stellten sie sich, bei näherer Untersuchung, nur als Centra radiärer Plasmastrahlungen heraus. So gewann Raciborski die Anschauung, „dass die Centrosomen keine individualisirten und begrenzten Organe der Zelle sind, sondern nur die Centra der in den pflanzlichen Zellen gewöhnlich schwach entwickelten Archoplasmastrahlungen". Raciborski giebt im Besonderen an, dass man in den Pollenmutterzellen von Asclepias an den Spitzen der Spindeln bei schwacher Vergrösserung deutliche Centrosomen zu sehen meine. „Sind jedoch die Schnitte sehr dünn und die Linse stark genug, so erscheinen die vermeintlichen kugligen Centrosomen nur als Centra der radiären Polstrahlungen." Ich habe die Angaben von Raciborski für Asclepias syriaca bestätigen können, freilich ist der Reichthum der Pollenmutterzellen an körnigem Plasma bei Asclepias nicht gerade geeignet, sie für Centrosomen-Untersuchungen zu empfehlen. Doch giebt Raciborski an, entsprechende Resultate bei vielen Objecten, unter anderen auch Lilium Martagon und Fritillaria (für letztere citirt er die Kerntheilungen

---

1) Flora, 1897, Bd. LXXXIII, p. 351.

im Endosperm), gewonnen zu haben. Ganz neuerdings hat Anstruther A. Lawson[1]), in einer speciell dieser Aufgabe gewidmeten Untersuchung, nach Centrosomen in den Pollenmutterzellen von Cobaea scandens gesucht, doch auch nur mit negativem Ergebniss. Die verschiedensten Fixirungs- und Färbungsmittel wurden von Lawson angewandt, und bemühte er sich augenscheinlich, alle Structurverhältnisse des Cytoplasma und der werdenden Spindel in seine Figuren einzutragen. Dabei zeigten die multipolaren Spindelanlagen, so wie die fertigen zweipoligen Spindeln von Cobaea scandens sehr scharf zugespitzte Pole, die frei in der inneren Abgrenzung der dichteren Trophoplasmazone endeten, die den Raum umgiebt, in dem die Spindel liegt. Auch gingen, wie früher schon erwähnt wurde, von jenen Polen, im Besonderen an der fertigen Spindel, zahlreiche Kinoplasmastrahlen aus, die auf diese Pole centrirt sich zeigten. Unter solchen Umständen müssten sich doch, falls überhaupt in Pollenmutterzellen vorhanden, die Centrosomen an diesen Polen gezeigt haben. Dass sie nur bei der Einwirkung der Reagentien verschwunden sein sollten, während alle sonstigen Structuren des Cytoplasma so gut erhalten blieben, muss an sich unwahrscheinlich erscheinen. Die scharfe Centrirung der Spindelfasern und extranuclearen Strahlen giebt hier genau die Stelle an, die von den Centrosomen eingenommen sein müsste, und doch findet man sie nicht. Man müsste denn zu der Vorstellung seine Zuflucht nehmen, dass die Centrosomen hier so winzig seien, dass man sie nicht unter-

---

1) Some Observations on the Development of the karyokinetic Spindle in the Pollen-Mother-Cells of Cobaea scandens, Proceedings of the Calif. Acad. of Sc., Series III, Botany, Vol. I, No. 5, 1898, p. 169.

scheiden könne, doch zu einer solchen Vorstellung passen die sonstigen Erfahrungen nicht. — Weder in den Pollenschläuchen, noch den Eianlagen und befruchteten Eiern von Pinus Laricio konnte Charles J. Chamberlain Centrosomen nachweisen, trotzdem er sich bemühte, sie aufzufinden. An den männlichen Kernen fand er sie auch nicht, doch giebt er an, durch diese negativen Befunde nicht überzeugt worden zu sein, dass sie dort fehlten [1]. Ganz entschieden spricht sich Blackman [2] gegen das Vorhandensein von Centrosphären oder Centrosomen auf irgend welchen Entwicklungsstadien, welche dem Befruchtungsvorgang bei Pinus silvestris vorausgehen oder ihm folgen, aus. Zugleich fügt er hinzu, dass er auch im Endosperm von Pinus silvestris Centrosomen nicht habe auffinden können, was um so mehr ins Gewicht fällt, als seinerzeit Overton [3] das Endosperm verschiedener Gymnospermen als besonders geeignet für den Nachweis von Centrosomen bezeichnet hatte. — Einschalten kann ich endlich noch, dass auch Grégoire [4] bei seiner schönen Untersuchung über die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen der Liliaceen sich vergeblich abmühte,

---

1) Oogenesis in Pinus Laricio, Bot. Gazette, Vol. XXVII, 1899, p. 277.

2) On the cytological Features of Fertilization and related Phenomena in Pinus silvestris. Phil. Transact. of the Royal Society, Vol. CXC, 1898, p. 416.

3) Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen, Vierteljahrsschrift der Naturf. Gesellsch. in Zürich, Bd. XXXVIII, 1893, Sond.-Abzug, p. 10, Anm. Auch Ann. of Bot., Vol. VII, 1893, p. 142, Anm. 1.

4) Les cinéses polliniques, „La Cellule“, T. XVI, 1899, p. 282.

Centrosomen zu finden. Er giebt dabei an, die nämlichen Mittel der Untersuchung angewandt zu haben, die bei Thieren für den Nachweis von Centrosomen vorzügliche Dienste leisten. Grégoire erklärt sich somit gegen das Vorhandensein von Centrosomen in den Pollenmutterzellen von Lilium, andererseits meint er, dass die zahlreichen Körperchen, welche im Cytoplasma vertheilt sind und aus der Fragmentation der Nucleolen hervorgehen, einen Einfluss auf die Spindelanlage ausüben. Es könnten, meint Grégoire, solche nucleolaren Körperchen, indem sie sich im Cytoplasma zerstreuen, an verschiedenen Stellen dessen Irritabilität auslösen. Unter dieser Excitation würde das Cytoplasma an verschiedenen Stellen sich in Bewegung setzen, um sich zur Spindel anzuordnen [1]). Dieser Gedanke ist sicher nicht ohne weiteres abzuweisen, doch muss er erst weitere Stützen gewinnen. Grégoire fügt selbst hinzu, dass er niemals eine Beziehung zwischen der Lage solcher nucleolaren Körperchen und den Stellen, nach welchen die Fasern der werdenden Spindel convergiren, beobachtet habe. — Auch bei Characeen konnte Dębski Centrosomen nicht finden. Ich würde diese Angabe hier nicht angeführt haben, da sie auf Untersuchungen sich stützt, die im hiesigen Institut angestellt wurden und in den Cytologischen Studien bereits zur Veröffentlichung gelangten [2]), hätte nicht auch Götz [3]) neuerdings ein gleiches Ergebniss erzielt. Dagegen wollte früher Otto Kaiser

1) l. c. p. 284.

2) Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 245.

3) Ueber die Entwicklung der Eiknospen bei den Characeen, Bot. Ztg., 1899, Originalabh., p. 9.

Centrosomen bei Characeen beobachtet haben[1]). Dass er andere Dinge für solche hielt, ist nicht zu bezweifeln.

Es bleibt mir somit nur übrig, mich, zum Mindesten in diesem Augenblick und bei dem jetzigen Stand unserer Untersuchungen, mit dem Gedanken abzufinden, dass den höher organisirten Pflanzen individualisirte Centrosomen abgehen. Denn wie sollte sonst ihr Nachweis bei allen Pteridophyten und Phanerogamen scheitern, während er doch schon bei den Bryophyten gelingt. Doch will ich Flemming gern die Möglichkeit zugeben, dass künftighin Centrosomen bei den höheren Pflanzen doch noch gefunden werden. Wahrscheinlich ist mir diese Annahme freilich nicht, doch wäre es unwissenschaftlich, sie für unmöglich erklären zu wollen. Für den Augenblick bin ich aber geneigt, das Kinoplasma der höheren Gewächse mit allen jenen Functionen zu betrauen, in welche es sich mit den Centrosomen anderswo zu theilen hat. Demgemäss kann ich auch nicht der soeben geäusserten Meinung von Belajeff[2]) beipflichten, welcher glaubt, dass die Centrosomenfrage für die vegetativen Zellen der Gefässkryptogamen und Phanerogamen am besten durch die Annahme gelöst werden könnte, „dass das morphologische und dynamische Centrum, das wir Centrosom nennen, in jeder Zelle existirt, aber nicht immer in demselben eine färbbare Substanz abgelagert wird, welche es uns leicht macht, es in unseren Präparaten deutlich wahrnehmbar zu unterscheiden".

---

1) Ueber Kerntheilungen der Characeen, Bot. Ztg., 1896, Originalabh., p. 69.

2) Ueber die Centrosome in den spermatogenen Zellen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1899, Heft 6, ausgegeben am 26. Juli, p. 204.

Zu einer einheitlichen Auffassung der Centrosomen im Thierreich, einer endgiltigen Ansicht über ihre Herkunft, ihren Bau, ihre Function, ihr Fortbestehen oder ihren Schwund während der Kernruhe, endlich über ihre Verbreitung, ist man auch noch nicht gelangt[1]), so schwer im Einzelnen auch die Gründe wiegen mögen, die Flemming[2]), in seinen Besprechungen der letztjährigen Zellstudien, für die Ubiquität dieser Gebilde geltend macht. Sehr entschieden gegen letztere spricht sich Carnoy aus[3]). Er hebt gleichzeitig hervor, dass die Abwesenheit der Centrosomen durchaus nicht die Ausbildung von Astern und Spindeln verhindere, diese vielmehr in schönster Ausbildung vorhanden sein könnten, auch dort, wo der Nachweis von Centrosomen durchaus nicht gelingt[4]).

Im Pflanzenreiche machen sich schon bei den Thallophyten sehr starke Unterschiede in dem Grade der Individualisirung der Attractionscentren geltend. Weitere Untersuchungen werden die Zahl der Unterschiede sicher noch vermehren. Den bestimmt geformten, winzig kleinen Centrosomen, wie sie bei Sphacelarien, Fucaceen und neuerdings

---

1) Vergl. die Berichte von Flemming und Meves, in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1897, p. 236 ff., und 1898, p. 428 ff., und Valentin Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, 1899, p. 87.

2) An den zuvor citirten Stellen der Berichte von 1897 und 1898.

3) So auch neuerdings wieder in seiner gemeinschaftlich mit H. Lebrun veröffentlichten Untersuchung: La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, „La Cellule“, T. XVI, 1899, p. 324 u. A.

4) l. c. p. 324, 384.

bei Dictyoten[1]) festgestellt wurden, lassen sich kinoplasmatische Körper mit weit unvollkommenerer Individualisirung bei gewissen Pilzen gegenüberstellen. Auch in den Tetrasporangien von Corallina fand neuerdings Bradley Moore Davis[2]) den Pilzen ähnliche polare, kinoplasmatische Körper vor, die in ihrem Innern individualisirte Centralkörper nicht aufweisen.

Sehr lehrreich für die ganze Beurtheilung der Centrosomenfrage erscheinen mir die Beobachtungen, die R. Hertwig neuerdings an Actinosphärien gemacht hat. Die frei lebenden Actinosphärien führen ihre Kerntheilungen ohne gesonderte morphologische Elemente, die als Centrosomen bezeichnet werden könnten, aus[3]). Hingegen finden sich derartige Centrosomen bei der „Richtungskaryokinese“ vor, d. h. bei den beiden Kerntheilungen, die in den Secundärcysten vor sich gehen. Während der ersten dieser Theilungen vollzieht sich eine Neubildung des Centrosoma. An einer Stelle des Kerns, nach der zuvor Plasmastrahlung schon gerichtet war, und die R. Hertwig als Hauptpol bezeichnet, schwellen die Fadenenden des Kerngerüstes an und bilden ein hervorleuchtendes Korn oder eine Platte. Dieses Gebilde wird in das angrenzende Cytoplasma vorgeschoben und nimmt alsbald spongiösen Bau an. Es sitzt dem Kernpol breit auf, dann rückt es weiter in die Cytoplasmastrahlung fort, nähert sich hierauf wieder dem Kerne

---

1) David M. Mottier, Das Centrosom bei Dictyota, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 124.

2) Kerntheilung in der Tetrasporenmutterzelle bei Corallina officinalis L. var. mediterannea, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 266.

3) l. c. p. 644.

und verdichtet sich unter Substanzverlust zu einem stäbchen-bisquit- oder hantelförmigen Gebilde. Dieses erfährt allem Anschein nach eine Zweitheilung[1]). Die beiden Centrosomen bewegen sich nach den entgegengesetzten Kernenden, sind der Kernmembran zunächst dicht angefügt, rücken nun von ihr weg, und zwischen ihnen und der Kernoberfläche bilden sich die „Polkegel" aus. Sie nehmen die Spitze dieser Polkegel ein, sind dort die Ausgangspunkte von Strahlungen im umgebenden Cytoplasma und von Fasern, die sich innerhalb der Polkegel differenziren und an welche die aus dem Kernnetz erzeugten Spindelfasern ansetzen[2]). Während der Theilung der Kernplatte werden die Centrosomen wieder in ein spongiöses Gerüst verwandelt. — Nur der eine der beiden Tochterkerne tritt in eine neue Theilung ein, wobei das Centrosom der vorhergegangenen Theilung wieder in Thätigkeit tritt, eine erhebliche Reduction seiner Masse zunächst erfährt und dann zwei neuen Centrosomen den Ursprung giebt[3]).

Nach dieser sehr eingehenden Untersuchung ist wohl nicht zu bezweifeln, dass bei Actinosphaerium Kerntheilungen sowohl mit Centrosomen, als auch ohne solche erfolgen, dass somit eine derartige Verschiedenheit selbst bei einem und demselben Organismus möglich ist. Dann darf aber wohl schwerlich von einem Organismus zum anderen auf das Vorhandensein oder Fehlen von Centrosomen geschlossen werden, und das erst recht nicht, wenn es sich um Organismen handelt, die im System weit auseinander liegen. Wenn es zutrifft, dass ein und derselbe Organismus

1) l. c. p. 659, 661, 662.
2) l. c. p. 665, 668.
3) l. c. p. 672, 674.

auf verschiedenen Entwicklungszuständen Centrosomen besitzen kann oder nicht, so ist damit die Ubiquität der Centrosomen endgiltig erschüttert.

Aus den Untersuchungen von R. Hertwig geht des Weiteren hervor, dass das neu auftretende Centrosoma in den Secundärcysten von Actinosphaerium, „vom morphologischen Standpunkt, als aus dem Kern ausgetretene Theile der achromatischen Substanz zu betrachten“ sei[1]. Die Centrosomen von Actinosphaerium sind nuclearer Herkunft. — Bei den höher organisirten Pflanzen ist es meiner Ansicht nach auch eine Substanz nuclearer Herkunft, die Nucleolarsubstanz, welche in das umgebende Cytoplasma austritt, um gewisse Bestandtheile desselben zu activiren. Ich habe aber zuvor zu begründen gesucht, dass die Nucleolarsubstanz der höheren Pflanzen nicht den „Plastinnucleolen“ von Actinosphaerium entspricht, sondern der Substanz des Kernnetzes, das als solches in den Actinosphaerium-Kernen vorgebildet ist und aus dem dort die intranuclearen Spindelfasern bei der Kerntheilung hervorgehen. Ist meine Auffassung richtig, dann würde dieselbe Substanz bei Actinosphaerium die Centrosomen liefern, welche bei den höheren Gewächsen die Substanz für das active Cytoplasma abgiebt. Es liesse sich vorstellen, dass es bei den höheren Pflanzen ähnliche Bestandtheile des Cytoplasma sind, welche von der Nucleolarsubstanz ernährt und activirt werden, wie die, welche die Substanz der dem Kern aufgesetzten Polkegel bei Actinosphaerium liefern. Durch Einziehung des nucleolaren Kernnetzes, wie es bei Actinosphaerium vorliegt, auf die Nucleolen und seine Verwendung für eine cytoplas-

1) l. c. p. 701.

matische Spindelbildung konnte das Zusammenwirken von Kern- und Zelltheilung bei den höheren Pflanzen in viel vollkommenerer Weise erreicht werden.

Individualisirte Centrosomen von einer, zum Mindesten zeitweise, scharf bestimmten Form mögen stets auf geformte Elemente des Kerninnern zurückzuführen sein. Dieser Ursprung könnte ein phylogenetischer sein, und die Centrosomen dann den Werth dauernder intra- oder extranuclearer Bestandtheile des Protoplasten gewonnen haben, oder ein ontogenetischer, wie bei Actinosphaerium, mit Entstehung der Centrosomen aus geformten Bestandtheilen des Kerns während der individuellen Entwicklung. Derartige Centrosomen, die phylogenetisch oder ontogenetisch auf geformte Elemente des Kerns zurückgehen, dürften wohl stets sehr klein sein. Und auffallend ist es, dass dabei gewisse Gestalten auffälliger Art wiederkehren. Zum Mindesten bildet R. Hertwig für Actinosphaerium einen Theil der Centrosomen in Gestalt jener auffälligen Hanteln ab[1]), wie sie auch in gerader und gekrümmter Form von Swingle[2]), von mir[3]) und von Mottier[4]), bei Sphacelaria, Fucus, Dictyota, also an solchen Organismen, die im System weit von Actinosphaerium entfernt stehen, beobachtet worden sind. Noch auffälliger fast ist die Aehnlichkeit der eben angeführten Gebilde mit den hantelförmigen Centrosomen (Centralkörpern), die soeben Meves in den Sperma-

---

1) l. c. Taf. V, Fig. 7.

2) Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 297.

3) Daselbst p. 351.

4) Das Centrosom bei Dictyota, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 123.

tiden des Meerschweinchens dargestellt hat[1]). Solche eigenartige Gestaltungen scheinen mir sehr entschieden für die präformirte Existenz der Centrosomen zu sprechen, und es geht kaum an, dass Alfred Fischer gerade jene „absonderlichen“ Gebilde ausserhalb der allgemeinen Discussion der Centralkörperfrage stellen möchte[2]). Es sind in der That oft genug Artefacte als Centralkörper beschrieben worden, doch in welchem Maasse das geschehen ist, geht aus der Fischer'schen Kritik nicht hervor[3]); das wird wohl erst durch genaues Studium der einzelnen Objecte unter Denjenigen, die diesem Studium obliegen, auszumachen sein. Dabei wird auch das Fischer'sche Buch seine Aufgabe erfüllen, indem es auf die Fehlerquellen aufmerksam macht. Das ist auch, was Fischer zunächst bezweckt, da er vorausschickt, dass er die Centrosomen und Strahlungen keineswegs als Fixirungsartefacte durchweg betrachtet, nur eine genauere Scheidung zwischen Natur und Kunst anzubahnen wünscht. Von dem, was bisher als Centralkörper beschrieben wurde, lässt er dann freilich, bei der kritischen Sichtung, kaum noch etwas gelten, wobei er seinerseits doch wohl über das berechtigte Maass hinausgeht. Die Centrosomen von Actinosphaerium, deren Entwicklungsgeschichte Hertwig durch alle Zwischenstufen verfolgt, werden ihren Fortbestand wohl auch weiter zu behaupten wissen, und ich nehme Gleiches für die Centrosomen in der Spermatogenese der Metazoen an, deren Natur ent-

1) Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens, Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899, p. 342 und Taf. XIX, Fig. 1, 4.

2) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma, 1899, p. 238.

3) l. c. p. 229 ff.

wicklungsgeschichtlich mir auch hinlänglich begründet zu sein scheint.

Grössere, weniger individualisirte Centrosphären, die in anderen Fällen im Cytoplasma auftreten, möchte ich auf activirtes Kinoplasma zurückführen, das seine Activirung einem der Nucleolarsubstanz der höheren Pflanzen entsprechenden Kernbestandtheil verdankt. Solche activirte Kinoplasmamassen können Centrosomen einschliessen, wo solche vorhanden sind, doch nicht minder auch ohne sie bestehen. Das letztere ist beispielsweise bei verschiedenen bisher untersuchten Pilzen der Fall. Die höher organisirten Pflanzen haben keine als Centrosphären abgegrenzten Kinoplasmamassen mehr aufzuweisen. Ausgenommen sind davon bei den Pteridophyten und gewissen Gymnospermen nur bestimmte Stadien während der Spermatogenese, wo abgegrenzte Kinoplasmamassen in den Zellen auftreten. Im Uebrigen ist das Kinoplasma der Metaphyten im activirten Zustande in Faserform im Cytoplasma vertheilt.

Mit Unrecht hat man aber, meiner Ansicht nach, die während der Spermatogenese auftretenden abgegrenzten Kinoplasmamassen der Pteridophyten und einiger Gymnospermen herangezogen, um, auf ihr Vorhandensein gestützt, die allgemeine Verbreitung von Centrosomen bei den Metaphyten wahrscheinlich zu machen.

Beobachtet hat jene abgegrenzten Kinoplasmamassen in der Spermatogenese zuerst Hirase[1]) bei Ginkgo. Dann

---

1) Notes on the Attractions-spheres in the Pollen-cells of Ginkgo biloba, The Botanical Magazin Tokyo, Vol. VIII, No. 91, 1894, p. 359, und Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba, Journal of the College of Science, Imp. Univers. Tokyo, Vol. VIII, Part II, 1895, Sond.-Abz. p. 12.

beschrieb sie Herbert J. Webber[1]) am Kern der generativen Zelle im Pollenschlauch von Zamia integrifolia. Er sah sie dort während der Theilung der generativen Zelle eine polare Stellung einnehmen, wobei sie aber in merklicher Entfernung von den Polen der Kernspindel sich hielten. In den beiden Tochterzellen der generativen Zelle vollzog sich eine wesentliche Gestaltsveränderung an diesen Gebilden, indem sie als je ein cilientragendes Band die zum Spermatozoiden werdende Zelle umwuchsen[2]). Beim Eintritt des Spermatozoides in das Ei verblieb sein cilientragendes Band im oberen Eiende, während sein Kern sich zum Eikern hinbewegte[3]). Bei der Theilung des Keimkerns und den folgenden Theilungen im Ei war nichts von Centrosomen zu erkennen[4]); ebensowenig konnte Ikeno[5]) solche Gebilde in den Eiern von Cycas revoluta und Hirase[6]) bei den Theilungen des Eies von Ginkgo nachweisen. Aus allem dem schliesst bereits Webber, dass die centrosomenartigen Körper in den generativen Zellen von Ginkgo und den Cycadeen in Wirklichkeit keine Centrosomen sein können[7]), und er schlägt für sie den Namen

---

1) Peculiar Structures occurring in the Pollen Tube of Zamia, Bot. Gazette, Vol. XXIII, 1896—1897, p. 453.

2) Herbert J. Webber, The Development of the Antherozoids of Zamia, Bot. Gazette, Vol. XXIV, 1897—1898, p. 16.

3) Herbert J. Webber, Notes on the Fecundation of Zamia, and the Pollen Tube Apparatus of Ginkgo, daselbst p. 225.

4) l. c. p. 228.

5) Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, p. 568, 588.

6) Études sur la fécondation etc., Sond.-Abz. p. 7, Taf. XXXII, Fig. 11 und 12.

7) Notes etc., p. 232.

Blepharoplasten vor. Hingegen hält Hirase bei Ginkgo auch in seiner letzten Veröffentlichung[1]) an der Deutung dieser Gebilde als Centrosomen fest. Er sieht sie in der Längsachse der als Körperzelle bezeichneten, einer Centralzelle des Antheridiums entsprechenden generativen Zelle des Pollenschlauches sehr nahe am Zellkern auftreten, dann in der Längsachse der Zelle sich fortbewegen und deren beide Pole einnehmen. Während dieser Bewegung wachsen die beiden „Attractionssphären" ein wenig und zeigen sich von ziemlich deutlicher Strahlung umgeben. Dann tritt zu beiden Seiten des sich abflachenden Zellkerns, entsprechend der Richtung, in welcher diese Gebilde liegen, je eine grössere homogene Kugel auf, die sich bald vom Zellkern entfernt und, an Grösse zunehmend, mehr den „Attractionssphären" nähert. Eine geraume Zeit trennt diese Vorgänge von der Kerntheilung, die sich erst wenige Tage vor der Befruchtung vollzieht. Dann nähern sich die Attractionssphären dem Zellkern, während die grösseren, homogenen Kugeln zur Seite gedrängt werden. Die sichtbaren Enden der Spindel bleiben, wie die Abbildungen Hirase's zeigen, von den Attractionssphären getrennt[2]), und so auch liegen sie in merklichem Abstand von den jungen Tochterkernen[3]). Demgemäss bemerkt auch Hirase, dass die von ihm beschriebenen Attractionssphären von den bisher bekannten dadurch abweichen, dass sie sich in gewisser Entfernung von den Spindelpolen halten und während der Karyokinese sich nicht theilen. Doch aus ihrem Verhalten bei der Bildung

1) Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba, Journal of the College of Science Univ. Imp. Tokyo, Vol. XII, Part II, 20 juin 1898.

2) l. c. Taf. VIII, Fig. 18.

3) Fig. 19.

der Spermatozoiden sei auf ihre Natur als Attractionssphären zu schliessen. Denn es umwächst je eine solche Attractionssphäre, sich fadenförmig streckend, den Spermakern, und aus dem Faden, den sie bildete, treten die Cilien hervor. — So wie Hirase hält auch Ikeno[1]) an der centrosomatischen Natur der in Frage stehenden Gebilde in den Spermatogonien von Cycas revoluta fest, doch auch wieder mit der Bemerkung, dass sie „freilich von den bisher bekannten Centrosomen in einigen Punkten abweichen". Ihr „äusseres Aussehen mit prächtig entwickelter Strahlensonne und insbesondere ihr Verhalten während der Spermatogenese, welches mit dem des nämlichen Organs in thierischen Zellen übereinstimmt", sei aber für ihre Deutung entscheidend. Auch bei Cycas revoluta treten diese Gebilde erst in der die beiden spermatogenen Zellen liefernden Mutterzelle neben dem Zellkern auf, dann rücken sie annähernd in die Brennpunkte der elliptischen Zelle und werden von dichterem Cytoplasma, besonderer Beschaffenheit, umgeben. In diesem Cytoplasma bilden sich dann Strahlen aus. Die centrosomenartigen Gebilde wachsen hierauf sehr bedeutend. Während der Karyokinese halten sie sich in bedeutender Entfernung von den Spindelpolen und sind augenscheinlich an dem Theilungsvorgang des Kernes nicht betheiligt; sie ziehen es vielmehr vor, sich in je „eine Gruppe von feinen Stäbchen" und dann „in ein Häufchen von Granula zu verwandeln, um welche das Vorhandensein der Strahlensonne zweifelhaft ist"[2]). Aus den Granula entsteht weiterhin in den Spermatogonien das Band

1) Zur Kenntniss des sog. centrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen, Flora, 1898, Bd. LXXXV, p. 17, und Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, p. 571.

2) l. c. p. 571—575 und Taf. VIII und IX, Fig. 18—25.

am Spermatozoid, aus dem die Cilien hervorwachsen. Auf dieses letztere Verhalten ist im Wesentlichen die Deutung der in Frage stehenden Gebilde als Centrosomen gestützt, weil im Thierreich das Centrosom sich ebenfalls strecken und die Cilien ihm entspriessen sollen[1]). Gleich nach dem Eindringen in das Ei schlüpft nach Ikeno das „Spermatozoid aus seinem Cytoplasmamantel, welcher sich alsbald innerhalb der Eizelle desorganisirt, während gleichzeitig der Spermakern nach dem Eikerne sich hinbewegt“[2]). Das Vorhandensein von Centrosomen konnte Ikeno bei der Befruchtung und den Kerntheilungsvorgängen im befruchteten Ei nicht nachweisen. Ebensowenig war das, wie ich nochmals betonen möchte, Hirase und Webber im Ei von Zamia und Ginkgo gelungen. Ich selbst bemühte mich vergeblich bei Ginkgo, Centrosomen an den Kerntheilungsfiguren zu finden, die bei der Anlage der Prothallium-Zellen im Pollenkorn auftreten. Ich habe dieses Object neuerdings von Neuem studirt an zahlreichen Präparaten, die dem Zwecke dieser Untersuchung entsprechend fixirt und tingirt wurden. Die von Hirase und Ikeno bei Ginkgo und den Cycadeen als Centrosomen gedeuteten Gebilde treten somit in den Mutterzellen der Spermatogonien neu auf, um dann in den Spermatogonien den cilienerzeugenden Faden zu liefern. Von Centrosomen anderweitiger Kerntheilungen, von welchen diese Gebilde abgeleitet werden könnten, ist bei Gymnospermen nichts zu finden. Ikeno[3]) dehnte die Deutung, welche er diesen Gebilden gab, auch auf die

1) l. c. p. 581.

2) l. c. p. 595.

3) Zur Kenntniss des sog. centrosomähnlichen Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen, Flora, 1898, Bd. LXXXV, p. 15.

„Körperchen" aus, die Belajeff[1]) bei den Characeen, Filicineen und Equisetaceen in den spermatogenen Zellen beobachtete, und die dort ebenfalls zu dem cilientragenden Faden auswachsen. Belajeff hatte sich in dieser Richtung selbst zunächst weniger bestimmt ausgesprochen und nur die Vermuthung geäussert, dass diese „Körperchen" Attractionssphären sein könnten. Auch in einer späteren Veröffentlichung[2]) über diesen Gegenstand lässt Belajeff die Frage noch unentschieden, fügt aber hinzu, dass sehr viel zu Gunsten einer Deutung im Sinne der Centrosomen spricht. Denn, so fügt Belajeff hinzu, „in den Zellen, in welchen die spermatogenen Zellen durch Theilung entstehen (Grossmutterzellen der Spermatozoiden)", habe er „je zwei färbbare Körperchen an zwei entgegengesetzten Punkten, wo sich die Pole der zukünftigen Kernspindel befinden sollen", beobachtet. „Nach der Theilung dieser Zellen nimmt das färbbare Körperchen in jeder derselben die den Centrosomen entsprechende Lagerung an." „Während der Karyokinese gelang es" Belajeff „nicht, das färbbare Körperchen in Gestalt eines Centrosoms, von welchem die Achromatinfäden ausgehen, zu bemerken." Doch sei es sehr leicht möglich, dass bei der karyokinetischen Theilung des Kernes auf den Polen der Kernspindel eine ganze Reihe von Centrosomen sich befände, und diese sich dann später zu einem einzigen färbbaren Körperchen vereinigen. „Auf den breiten Pol-

---

1) Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 339, und Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Thieren und Pflanzen, daselbst p. 342.

2) Ueber die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 140.

enden der Kernspindel in den Embryozellen von Larix, meint Belajeff, „eine ganze Reihe der kleinen färbbaren Körner“ beobachtet zu haben. Doch schliesst Belajeff damit, dass die Deutung der Cilienbildner an pflanzlichen Spermatozoiden nicht früher völlig sicher zu stellen sein wird, als bis die Centrosomenfrage im Pflanzenreiche endgiltig beantwortet ist.

Als diese eben citirte Abhandlung von Belajeff erschien, hatte Walter R. Shaw[1]) im hiesigen Institut eine Untersuchung abgeschlossen, die sich vornehmlich mit der Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden von Marsilia befasste, zum Theil auch auf Farnspermatozoiden erstreckte. Bei Marsilia wie bei Onoclea sah Shaw die „Blepharoplasten“ in der vorletzten Zellgeneration, also den Mutterzellen der Spermatozoiden auftreten. Er constatirte, dass diese Gebilde in der Nähe der Spindelpole, während des ganzen zur Bildung der spermatogenen Zellen führenden Theilungsvorganges, verbleiben. Mit Centrosomen schienen ihm diese Gebilde kaum vergleichbar zu sein, da weder Centrosomen noch andere ihnen ähnliche Körper während der ihrem Auftreten vorangehenden Theilungen zu beobachten waren. Bei Onoclea treten sie unvermittelt in der vorletzten Generation erst auf; bei Marsilia werden schon in der drittletzten Zellgeneration, also den Urmutterzellen der Spermatozoiden, blepharoplastenähnliche Körper, die Shaw Blepharoplastoiden nennt, differenzirt, doch wieder gelöst, und erst die in der nächstfolgenden Generation auftretenden lassen sich in Continuität bis zu den Cilienbildnern verfolgen.

---

1) Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 177.

Diese Untersuchungen an Marsilia nahm Belajeff[1]) seitdem auf, und es gelang ihm festzustellen, dass die von Shaw beobachteten Gebilde wirklich die Pole der Spindeln einnehmen. Belajeff zweifelt somit nicht mehr daran, dass sie als Centrosomen zu deuten seien. Denn sie besitzen „nicht nur in Folge ihrer Lage an den Polen der Kernspindel, sondern auch durch ihre Beziehungen zu den achromatischen Fäden alle Eigenthümlichkeiten, welche den Centrosomen charakteristisch sind“. „Im Stadium der Muttersterne“ werden die Centrosomen „hohl und zugleich schwer wahrnehmbar“. Im Stadium der Tochterkerne haben sie ringförmige Gestalt. „Bei der Bildung der Tochterkerne“ sind sie „in den Vertiefungen gelagert, welche auf der Polarseite dieser jungen Kerne sich ausbilden und bei den thierischen Kernen gewöhnlich die Centrosomen einschliessen“. Belajeff nimmt an, dass sich Shaw deshalb gegen die centrosomatische Natur der Blepharoplasten ausgesprochen habe, weil ihre Beziehung zu der Achromatinspindel nicht aufgeklärt war und weil er sie die Blepharoplastoiden ersetzen sah. Dieser zweite Grund ergebe sich aus der Vorstellung, dass die Centrosomen permanente Organe seien, wofür kein hinreichender Grund vorliege. Im Uebrigen finde Belajeff keinen vollgültigen Beweis gegen die Permanenz der Centrosomen in den spermatogenen Zellen von Marsilia. Er konnte sie bis auf solche Zustände zurückverfogen, die erst zwei Kerne in der inneren Zelle des Antheridiums enthielten, wobei dahingestellt bleiben musste, ob das Bild die Theilungsstadien der primären Mutterzelle des spermatogenen Complexes in zwei oder die

1) Ueber die Centrosome in den spermatogenen Zellen, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1899, p. 199.

darauf folgende in vier darstellte. Im Anschluss an den, wie Belajeff meint, sichergestellten Nachweis der centrosomatischen Natur der Blepharoplasten, spricht dann Belajeff die früher schon citirte Ansicht aus, dass auch in den vegetativen Zellen der Gefässkryptogamen und der Phanerogamen morphologische und dynamische Centren, die wir Centrosomen nennen, existiren, dass ihnen aber die zu ihrem Nachweis in Präparaten nöthige färbbare Substanz abgeht.

Für mich bleibt vor Allem sicher, dass die Blepharoplasten bei spermatogenen Zellen sich nicht an nachweisbare Centrosomen in sonstigen Geweben der Pteridophyten, der Cycadeen oder von Ginkgo anknüpfen lassen. Man kann sie nicht wie bei den auf ähnliche Entwicklungsvorgänge untersuchten Metazoen mit solchen Centrosomen in unmittelbare Verbindung bringen. Halten wir aber zunächst daran fest, dass Centrosomen, da sie bisher nicht nachgewiesen sind, in sonstigen Zellen der Pteridophyten und Phanerogamen nicht existiren, so bleibt immer noch die Möglichkeit offen, die Blepharoplasten der spermatogenen Zellen von Centrosomen abzuleiten, welche den Vorfahren zukamen, aber im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verloren gingen. Doch auch für diese Möglichkeit scheint mir die vergleichende Untersuchung im Pflanzenreiche nicht günstig zu sein, vielmehr eine Ableitung der Blepharoplasten von den cilientragenden Organen der Schwärmsporen und Gameten zu stützen. Diesen Cilienbildnern an Schwärmsporen und Gameten, kommt aber, meiner Ansicht nach, die Bedeutung von Centrosomen nicht zu.

Zunächst sei daran erinnert, dass ich seinerzeit beobachtet habe, dass in vielen Fällen bei der Schwärmsporenbildung der Zellkern sich nach dem Orte hinbewegt, der

die Cilien erzeugen soll[1]). Eine ähnliche Beziehung zum Zellkern verrathen die Cilienbildner der Spermatiden bei den Characeen, den Farnen und Schachtelhalmen, wo nach den hervorragenden Untersuchungen von Belajeff der cilientragende Faden am Spermatozoid aus einem Höcker, beziehungsweise einem Körperchen hervorgeht, das in der Nähe des Zellkerns auftritt[2]). An den Spermatozoiden der Characeen streckt sich der Höcker zu einem Faden, dem zwei Cilien entspringen. Bei den Farnen und Schachtelhalmen wächst das Körperchen zu einem langen Faden aus, der dem Rande des schraubenförmigen Spermatozoidkörpers folgt, und aus dem bei den Farnen gegen vierzig, bei den Schachtelhalmen noch weit mehr Cilien hervorwachsen. Aus den Schilderungen und Abbildungen von Webber[3]), von Hirasé[4]) und von Ikeno[5]) geht ebenfalls hervor, dass die cilienbildenden Körper der Spermatozoiden von Cycadeen und von Ginkgo in der Nähe des Zellkerns zunächst sich zeigen.

Um weitere Vergleichungspunkte zu gewinnen nahm

---

1) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden etc., Histol. Beitr., Heft IV, 1892, p. 62.

2) Belajeff, Ueber den Bau und die Entwicklung der Antherozoiden, Heft I, Characeen, 1892 (russisch); Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden der Pflanzen, Flora 1894, Ergbd. p. 1; Ueber den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1897, p. 337; Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen, daselbst 1897, p. 340. — Vergl. auch E. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden etc., 1892, p. 107.

3) l. c. Taf. XL, Fig. 1.

4) l. c. Taf. VII, Fig. 5.

5) l. c. Taf. VIII, Fig. 17.

ich, gestützt auf bessere Hilfsmittel, meine Schwärmsporenuntersuchungen von Neuem auf. Ich schränkte sie auf Vaucheria, Oedogonium, Cladophora und Bryopsis ein, als die mir bekannten instructivsten Fälle. Die Pflanzen wurden zum Theil mit Chrom-Osmium-Essigsäure, zum Theil mit Chromsäure- Eisenchlorid-Essigsäure fixirt, dann mit grösster Vorsicht entwässert, in Paraffin eingebettet und in 1 bis 2 Tausendstel Millimeter dicke Schnittserien zerlegt. Die Färbung geschah mit Safranin-Gentianaviolett-Orange, wobei gute Färbungen zu erlangen sich freilich als eine oft schwierige Aufgabe herausstellte.

Mein Material von Vaucheria sessilis enthielt alle Entwicklungszustände von der ersten Anlage des Sporangiums, bis zur fertigen, zum Austritt reifen Schwärmspore. Während es ursprünglich eine schwierige Aufgabe war, in den Schläuchen der Vaucheria die Kerne zu unterscheiden, zeigt sie jetzt jeder Mikrotomschnitt in der übersichtlichsten Weise. — Zahlreiche Zellkerne wandern mit dem Cytoplasma in die Sporangienanlage ein und sind dort zunächst in beliebiger Weise zwischen den Chlorophyllkörnern vertheilt. Die Kerne haben fast kugelrunde Gestalt und weisen ein sehr zartes sich sehr schwach tingirendes Netzwerk auf, in dessen Mitte ein grosses, stark gefärbtes Kernkörperchen liegt. Diese Kerne erinnern in ihrem Verhalten an diejenigen der Spirogyren und zufällig in die Präparate hineingerathene Spirogyra-Fäden, zeigten thatsächlich an den Kernkörperchen ihrer Kerne auch völlig übereinstimmende Färbungen. Nach Abgrenzung des Sporangiums, während seines Reifens, wandern die Kerne nach der Peripherie der Sporenanlage, während die Chlorophyllkörner sich von dort zurückziehen. Zuerst stellt sich eine solche Erscheinung an dem vorderen Ende der Schwärmsporenanlage

ein, an dem die Chlorophyllkörner sich dauernd am stärksten von der Hautschicht zurückziehen. Die Hautschicht ist deutlich als continuirliche, etwas körnig erscheinende Schicht gegen das alveolare Trophoplasma abgegrenzt. Die Alveolen des Trophoplasma sind ziemlich eng und erweitern sich nur bedeutend in einem vorderen Abschnitt der Schwärmspore, der sich an ihr auch im Leben wie ein hellerer Saftraum zeichnet. Die Zellkerne erreichen bei ihrer Wanderung die Oberfläche der Sporenanlage, strecken sich senkrecht zu ihr und setzen mit einem verschmälerten Ende an die Hautschicht an. Dabei erlangen sie schliesslich eine Gestalt, die genau derjenigen eines Destillirkolbens mit kurzem Halse gleicht. Ihr Halsende ist an der Hautschicht befestigt, und letztere schwillt, dieser Ansatzstelle entsprechend, zu einer schwach concav-convexen Linse an. Vom Rande dieser Linse aus, dort, wo sie an die unverdickte Hautschicht grenzt, entspringen, an zwei einander gegenüber liegenden Stellen, die Cilien. Ihre Ansatzstellen sind als ganz schwache Knötchen kenntlich. Aus unserer Figur 196, Taf. IV, ist dieses Verhalten ersichtlich. — Meine vor Jahren gemachte Angabe[1], dass bei Anlage der Schwärmsporen von Vaucheria die Hautschicht des Sporangiuminhalts gelöst werde, und die Schwärmspore eine eigene neue Hautschicht erhalte, war nicht richtig und ist seinerzeit auch schon treffend von Klebs verbessert worden[2]. Ueber die Eigennatur der Hautschicht habe ich seitdem erst, auf Grund fortgesetzter cytologischer Studien, eine bestimmtere Vorstellung gewinnen können, und diese würde mir eine Auflösung der Hautschicht heute von vorn herein unwahrschein-

---

1) Histol. Beitr., Heft IV, p. 69.

2) Referat in der Bot. Zeitung, 1893, p. 195.

lich gemacht haben. Die Hautschicht gehört meiner Ansicht nach zum Kinoplasma, eine Auffassung, die durch die an der Schwärmsporenanlage von Vaucheria jetzt gemachten Beobachtungen eine weitere Stütze gewinnen dürfte. — Wie wir sahen, wandern die Kerne der Schwärmsporenanlage nach aussen, bis sie die Hautschicht erreichen. Die Stellen der letzteren, an welche die Kerne ansetzen, erfahren eine Substanzzunahme und erlangen die Befähigung zur Cilienbildung. So lässt sich wohl annehmen, dass auch hier besondere Bestandtheile der Kerne die Massenzunahme des Kinoplasma, aus dem die Hautschicht besteht, veranlassen und zugleich seine Thätigkeit erhöhen. Ich habe schon früher[1]) die Cilienbildung an Schwärmsporen und an pflanzlichen Spermatozoiden mit der Bildung von Kinoplasmastrahlen im Cytoplasma und der Bildung von Spindelfasern verglichen. An dieser Auffassung halte ich auch jetzt fest. Jedenfalls weist Vaucheria eine ganz ähnliche Beziehung der Zellkerne zu der Cilienbildung, wie zu der Bildung von Kinoplasmafasern im Zellinnern auf. Es liegt nahe, anzunehmen, dass diejenige Kernsubstanz, die hier die locale Anschwellung der Hautschicht veranlasst und deren Thätigkeit anregt, der Nucleolarsubstanz der höheren Pflanzen entspricht. Ein directer Beweis ist für diese Annnahme aber nicht zu erbringen. Im Besonderen lässt sich eine Abnahme in der Grösse der Nucleolen in den betheiligten Zellkernen nicht sicher feststellen. Doch sehr geringe Substanzmengen aus dem Kern könnten genügen, um die in Betracht kommenden Vorgänge anzuregen. Auch steht es nicht fest, ob es hier auf die Substanz derjenigen Gebilde ankommt, die sich in den Kernen als Nucleolen dar-

---

1) Histol. Beitr., Heft IV, p. 65; Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, p. 386.

stellen, ob nicht vielmehr diese Nucleolen hier anderer Natur sind und andere Bestandtheile des Kerns der Substanz der Nucleolen der höheren Pflanzen entsprechen.

Die Annahme, dass an den Schwärmsporen von Vaucheria Centrosomen in die Cilienbildung eingreifen sollten, wird durch die directe Beobachtung nicht gestützt. Sie ist vielmehr ganz unwahrscheinlich. Völlig ausgeschlossen erscheint sie mir für die Schwärmsporen von Oedogonium. Auch bei Oedogonium legt sich der Zellkern der Schwärmsporenanlage der Hautschicht an, und diese wird an der entsprechenden Stelle verdickt. Die verdickte Stelle erlangt bei Oedogonium eine verhältnissmässig bedeutende Ausdehnung und stellt schliesslich eine flache, annähernd biconvexe Linse vor, deren Durchmesser 0,024 mm und darüber erreichen kann. Von dem Rande dieser Scheibe entspringen die Cilien, deren Insertionen sich als schwache Knötchen markiren. Die Zählung der Cilien, die bei Schwärmsporen, die ihr vorderes Ende dem Beobachter zukehren, gar nicht so schwierig ist, ergiebt Werthe von 100 bis 120. Sollte die etwas angeschwollene Insertionsstelle jeder Cilie einem Centrosom entsprechen, so würde das ein Vorhandensein von gleich viel Centrosomen bei Oedogonium bedeuten. Wollte man andererseits den ganzen linsenförmigen Körper, der die Cilien an seinen Rändern trägt, mit einem Centrosom vergleichen, so würde das ein Riesencentrosom für Oedogonium ergeben, wie es sonst nicht häufig ist. Von einem solchen Centrosom müsste auch bei der vegetativen Kerntheilung von Oedogonium etwas zu bemerken sein. Meine letzten Untersuchungen von Oedogonium greifen auf das Jahr 1882 zurück[1]), sie wurden unter den damaligen,

1) Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne, Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXI, Sond.-Abzug, p. 52.

verhältnissmässig ungünstigen Beobachtungsbedingungen angestellt, so dass ich mich auf sie nicht berufen darf. Wohl aber hätten die eben erst veröffentlichten, an Mikrotomschnitten durchgeführten Untersuchungen von Mitzkewitsch[1]) etwas von solchen Centrosomen ergeben, falls sie vorhanden wären. Das ist aber nicht der Fall. Die fertige Kernspindel von Oedogonium zeigt in den Figuren von Mitzkewitsch scharf zugespitzte Pole, doch nichts von einem Centrosom, das auch, den Abbildungen nach, in den Metaphasen sich nicht einstellt. Andererseits kann ich auf das bestimmteste behaupten, dass in dem linsenförmigen Gebilde, das die Cilien, sowohl an den Schwärmsporen von Vaucheria wie denjenigen von Oedogonium, trägt, eine Verdickung der Hautschicht vorliegt, die sich optisch genau ebenso wie die angrenzende Hautschicht verhält und auch continuirlich in sie sich verschmälert. Die Cilien, die aus dem Rande dieser Hautschichtanschwellung hervorwachsen, breiten sich über die Oberfläche der angrenzenden unverdickten Hautschicht aus. Sie wachsen gerade fort und bilden so, bei einer Aussenansicht der Anlage, eine radiale Strahlung um den linsenförmigen Körper. Der Zellkern büsst auch in diesem Falle, während er der Hautschicht anliegt, sein Kernkörperchen nicht ein, so dass es fraglich erscheinen kann, ob dieses oder andere Kernbestandtheile von ihrer Substanz an die Hautschicht abgeben, um sie direct zu ernähren oder ihr locales Wachsthum nur anzuregen. Wie aus der Untersuchung von Mitzkewitsch hervorgeht, enthält der Zellkern von Oedogonium auch die nöthige Substanz um allein, intranuclear, seine Kern-

---

1) Zu der Frage nach der Zell- und Kerntheilung von Oedogonium, 1899. (Russisch.)

spindel zu bilden, wobei er dauernd scharf gegen die Umgebung abgegrenzt bleibt. Nach vollzogener Anlage der cilientragenden Hautschichtverdickung verlässt der Zellkern diese Stelle, um sich, wie ich das seinerzeit schon geschildert habe, in das Innere der Zelle zurückzuziehen [1]). Meine frühere Angabe, dass die Hautschicht der die Schwärmspore bildenden Zelle von Oedogonium sich in die Blase verwandle, welche die hervortretende Schwärmspore umgiebt, war nicht richtig und ist demgemäss zu corrigiren. Die Hautschicht des Sporangiums liefert auch hier thatsächlich die Hautschicht der Schwärmspore.

Ich gab vor Jahren schon eine Beschreibung der Schwärmsporenbildung für Cladophora laetevirens [2]) und kann im Wesentlichen auf diese Beschreibung verweisen. Sie ist nur in einer Angabe zu corrigiren, der Auflösung der Hautschicht des Sporangiums, die thatsächlich auch bei Cladophora nicht erfolgt, vielmehr in die Bildung der Hautschichten der Schwärmsporen mit eingeht. Im Uebrigen waren alle meine Angaben richtig, wie die Untersuchung an technisch besser vorbereitetem Material mir bestätigte. Im Besonderen trifft zu, dass auch bei Cladophora der Zellkern in den Schwärmsporenanlagen in eine peripherische Lage rückt und die Hautschicht des Sporangiums erreicht. Dort wird die Hautschicht linsenförmig verdickt und es entspringen ihrem Rande vier Cilien. Das pseudopodienartige Hervorwachsen dieser Cilien hatte ich seinerzeit an lebendem Material schon verfolgt [3]). Sie zeigen während ihres Wachsthums eine kleine Anschwellung

1) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 63, Taf. III, Fig. 8—14.

2) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., 1880, p. 72, und Schwärmsporen, Gameten etc., 1892, p. 71.

3) Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl., p. 73.

an der Spitze und verlängern sich, umhertastend, bis zur definitiven Länge. Um diese Zeit sind die Schwärmsporenanlagen noch annähernd rund, und die Hautschichtanschwellung hat Linsengestalt, nicht unähnlich der von Oedogonium, nur kleiner. Dann strecken sich die Schwärmsporen und damit auch die linsenförmige Hautschichtanschwellung, die warzenförmig wird. Zugleich tritt in der ungeschlechtlichen, mit vier Cilien versehenen Schwärmspore der Zellkern von der Hautschicht eine Strecke weit zurück. Zwei fertige Schwärmsporen solcher Art habe ich in den Figuren 197 und 198, Taf. IV, abgebildet, wobei die in Figur 198 dargestellte Schwärmspore schlanker als die andere ist. Beide Schwärmsporen zeigen, was bisher unbekannt war, dass die Cilieninsertion nicht an der Spitze des vorspringenden, das vordere Ende der Schwärmspore einnehmenden Höckers, sondern an deren unterem Rande liegt. Dort sind die vier Cilien gleichmässig im Umkreis vertheilt und ihre Insertionen als schwache Knötchen markirt. Es liegt sonst dasselbe Verhalten wie bei Vaucheria und bei Oedogonium vor. Eine andere Erscheinung fiel mir jetzt an den Schwärmsporen auch noch auf, nämlich das eigenthümliche Verhalten ihres s. g. Augenflecks. Um dieses festzustellen, waren eben auch bessere technische Hilfsmittel nöthig, als diejenigen, über die wir früher verfügten. Es stellte sich heraus, dass der s. g. Augenfleck eine bandförmige, vorgewölbte, von rothem Pigment durchsetzte Verdickung der Hautschicht ist. Unter diesem Pigmentbande tritt das körnige Trophoplasma zurück und bildet einen linsenförmigen Raum, der in den fixirten Schwärmsporen homogen erscheint. Dieses Verhalten wird durch unsere beiden Figuren illustrirt. Es erweckt in der That die Vorstellung, dass in dem „Augen-

fleck“ ein lichtempfindendes Organ vorliege, dass dieses also mit Recht seinen Namen führe.

Die mit zwei Cilien versehenen Gameten, die ich bei einer anderen kleineren marinen Cladophora, vielleicht C. lepidula, untersuchte, verhielten sich in der Insertion ihrer Cilien nicht anders als die Schwärmsporen von Cladophora laetevirens. Die warzenförmige Verdickung der Hautschicht war an diesen Gameten entsprechend kleiner, und da gehörten schon sehr starke Vergrösserungen dazu, um die Ursprungsstelle der Cilien genau zu bestimmen. Nicht ohne Interesse ist es vielleicht, hervorzuheben, dass, während der Zellkern der grossen Schwärmsporen von Cladophora sich von dem cilientragenden Ende nicht unwesentlich zurückzieht, der Zellkern der Gameten dort verbleibt. Er ist auch in der fertigen Gamete dicht unter der Cilieninsertion nachzuweisen, als sollte er möglichst nahe der Stelle verharren, an der die Gameten im geschlechtlichen Vorgang sich zunächst vereinigen.

Noch schwieriger als bei den Gameten von Cladophora war die Sicherstellung der Cilieninsertionen an den Schwärmsporen von Bryopsis plumosa. Doch führte auch da die Untersuchung schliesslich zu einem mit dem anderen Falle übereinstimmenden Ergebniss. Es ist ohne Weiteres klar, dass, wo die Hautschichtanschwellung an Schwärmsporen oder Gameten so klein wird, dass sie auf eine Art Knötchen reducirt erscheint, die Insertion der Cilien mit diesem Knötchen fast zusammenfällt. Die Beobachtungen an Vaucheria, Oedogonium, Cladophora, Bryopsis gestatten aber wohl die Verallgemeinerung, dass es thatsächlich die Ränder der cilientragenden Hautschichtanschwellung sind, denen die Cilien entspringen. Daraus erwächst aber jedenfalls ein Vortheil, sowohl für die

ungeschlechtliche Schwärmspore, die somit an ihrem vordersten cilienfreien Ende sich festsetzen kann, als auch bei der Copulation der Gameten, welche von diesem vordersten Ende ebenfalls ausgeht.

Man hat bisher die s. g. Mundstelle oder den Mundfleck der Schwärmsporen und Gameten nicht streng von ihrem cilientragenden Organ geschieden, das wird in Zukunft geschehen müssen. Als „Mundfleck" ist der ganze vordere Abschnitt der Schwärmspore zu bezeichnen, soweit als er chromatophorenfrei ist; das cilientragende Organ stellt aber nur eine Verdickung der Hautschicht vor. Dieses Organ wollen wir gleich als Blepharoplast bezeichnen, da ich es für homolog den Blepharoplasten der pflanzlichen Spermatogonien halte. Der Name kann als gut gewählt gelten, zum Mindesten sehe ich keine Veranlassung ihn zu ändern.

Alle Uebergänge lehren, dass die pflanzlichen Spermatozoiden aus Schwärmsporen gleichenden Gameten hervorgegangen sind. Ich habe vor Jahren schon diese Vorstellung in meiner Arbeit über „Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung" zu stützen gesucht [1]) und glaube auch jetzt entschieden für sie eintreten zu können. Die Spermatozoiden von Volvox globator schienen mir ein besonders geeignetes Object für die Illustration dieser Beziehungen zu sein [2]), da sie in ihrem Bau die Mitte zwischen den Gameten der Algen und den Spermatozoiden der Characeen halten. Diese ihre vermittelnde Stellung hatte schon Overton hervorgehoben [3]). Die

---

1) l. c. p. 104.

2) Schwärmsporen, Gameten etc., p. 103.

3) Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox, Bot. Centralblatt, Bd. XXXIX, 1889, p. 243.

Spermatozoiden von Volvox globator nehmen von vorn nach hinten allmählich an Dicke zu. Das vordere schmale Ende ist farblos, das hintere hellgelb. An der Grenze zwischen beiden liegt der rothe Augenfleck, etwas weiter nach vorn entspringen die beiden nach hinten gerichteten langen Cilien, das vordere farblose Ende ist, wie das Ferdinand Cohn des Näheren geschildert hat[1]), sehr flexil, schwanhalsähnlich, an der Stelle, wo der Spermatozoidenkörper dicker zu werden beginnt, liegt der von Overton[2]) nachgewiesene stäbchenförmige Kern. „Der Vergleich mit Schwärmsporen, im Besonderen auch denjenigen der Volvocinen", schrieb ich damals[3]), „führt dahin, den farblosen Theil der Spermatozoiden von Volvox globator für homolog der Mundstelle zu halten. So hat denn die Insertion der Cilien an dieser Mundstelle eine Verschiebung erfahren, sie ist an die Basis derselben gerückt." Dieselben Sätze könnte ich auch heute niederschreiben, nur mit der weiteren Ausführung, dass die Streckung der Mundstelle sich seitwärts an dem Blepharoplasten vollzog, so dass er, und damit die Cilieninsertion, in seitliche Lage gerieth. Ein ähnlicher, doch mit schraubenförmiger Drehung verbundener Vorgang, an Gameten sich vollziehend, die Schwärmsporen von Oedogonium glichen, würde um die gestreckte Mundstelle, aus dem gleichzeitig gestreckten Blepharoplasten, einen mit über hundert Cilien besetzten Faden ergeben. Ein solcher Vorgang ist bei der Genese der Spermatozoiden von Pteridophyten anzunehmen. Zu dieser Vor-

---

1) Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox, Festschrift für Goeppert, 1875, Sond.-Abz. p. 20.

2) l. c. p. 243.

3) l. c. p. 104.

stellung neige ich im Besonderen nach den Ergebnissen, die wir den Belajeff'schen Arbeiten an Farnen[1]) und Schachtelhalmen[2]) verdanken. Belajeff stellte fest, dass der cilientragende Blepharoplast als feiner Faden dem Rande eines Bandes folgt, das einem vorderen Abschnitt des cytoplasmatischen Körpers des Spermatozoiden entspricht. Dieses Band, das am reifen Spermatozoid das vordere Ende bildet[3]), „reagirt wie Plasma und scheint gewissermaassen eine Fortsetzung der Plasmahülle des Kerns darzustellen". Dem oberen Rande dieses plasmatischen Bandes folgt jener dünner Faden, der die Cilien trägt und „durch Fuchsin bedeutend intensiver gefärbt wird als die übrige Plasmamasse". — In den Spermatiden der Marsilia sah Walter R. Shaw[4]) den Blepharoplasten in eine Gruppe kleinerer Körperchen sich verwandeln, und aus diesen einen Faden hervorgehen, der sich streckt und mit dem Kern zusammen nach der Hautschicht wandert. Dort verlängert sich der Faden weiter, bis er schliesslich eine schneckenförmige Spirale bildet, die sich mehrmals um die vordere halbkugelige Hälfte der noch ungestreckten Spermatiden windet.

Was zunächst bei der Anlage der Blepharoplasten in den Spermatiden der Farne, Wasserfarne, Schachtelhalme, Cycadeen, Ginkgo befremden könnte, ist der Umstand, dass diese Blepharoplasten nicht, wie an Schwärmsporen, einer Verdickung der Hautschicht, sondern einem im Cytoplasma auftretenden Körper ihre Entstehung verdanken. Dieser Unterschied fällt aber, meiner Ansicht nach, nicht

---

1) l. c. p. 338.

2) l. c. p. 341.

3) Belajeff, l. c. p. 338, 339.

4) Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 180.

schwer ins Gewicht, und mag sich im Laufe der Entwicklung ausgebildet haben. Denn die Substanz, welche die im Innern des Cytoplasma auftretenden Blepharoplasten bildet, ist ebenso Kinoplasma wie die Hautschicht, welche den Blepharoplasten der Schwärmsporen den Ursprung giebt. Dass Hautschichtsubstanz im Innern des cytoplasmatischen Zellkörpers gebildet werden kann, lehrt die Anlage einer jeden Zellplatte. In einer an das Verhalten der Blepharoplasten geradezu anschliessenden Weise vollzieht sich diese Hautschichtbildung um gewisse Ascosporen. Da wachsen, wie Harper[1]) beobachtet hat, cilienähnliche Kinoplasmastrahlen aus der Kinoplasmamasse hervor, die zuvor die „Centrosphären" an den sich theilenden Kernen darstellte; sie umfassen die für die Spore abzugrenzende Cytoplasmamasse im Ascus, und aus ihrer Vereinigung entsteht die Hautschicht dieser Spore. Ich war bislang bemüht, nachzuweisen, dass Kinoplasma des Zellinnern, Hautschicht und höchst wahrscheinlich auch Kernwandung dieselbe Substanz im Protoplasten repräsentiren, dass sie alle zu einer Substanz des Kerninnern in Beziehung stehen, die ihnen Nahrung liefert und sie activirt, und die bei den höheren Pflanzen die Kernkörperchen darstellt. Diese meine Annahme wird, wie mir scheint, auch durch die an den Blepharoplasten gemachten Beobachtungen gestützt. Ich halte somit die Blepharoplasten der Pflanzen nicht für Centrosomen, sondern für activirtes Kinoplasma. Dass dieses Kinoplasma in den spermatogenen Zellen von Marsilia sich an den Spindelpolen sammelt, hat bei seiner Verwandtschaft zu den Spindelfasern nichts Auffälliges. Fanden wir doch sogar an den

---

1) Cytologische Studien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, p. 260 ff.

sich theilenden Kernen phanerogamer Wurzelspitzen extranucleare Nucleolen in ähnlicher Lage in den Theilungsbildern vor. In den spermatogenen Zellen von Marsilia scheint eine Beziehung zu der Substanz der Spindelfasern sich auch dadurch zu verrathen, dass letztere sehr schwach ausgebildet werden. In den von Belajeff und Shaw[1]) untersuchten, zur Spermatidenbildung führenden, Blepharoplasten enthaltenden Zellgenerationen traten die Spindelfasern nur sehr schwach entwickelt auf oder waren überhaupt in den Theilungsbildern nicht zu erkennen[2]). Es erweckt das die Vorstellung, als sei die zur Spindelfaserbildung sonst verwerthete Substanz in diesen Fällen von den Blepharoplasten in Anspruch genommen worden. Dass übrigens den in Betracht kommenden Körpern in den spermatogenen Zellen auch andere Lagen als an den Spindelpolen zukommen können, geht aus den zuvor citirten Angaben von Hirase und Ikeno hervor, welche diese Körper in den spermatogenen Zellen von Ginkgo und Cycas in merklichem, ja sogar „bedeutendem“ Abstande von den Spindelpolen fanden, daher auch, trotzdem sie diese Gebilde für Centrosomen hielten, zu der Erklärung sich veranlasst sahen, dass deren Verhalten „in einigen Punkten“ von dem der Centrosomen abweiche. In den spermatogenen Zellen ist das activirte Kinoplasma, das die cilientragenden Organe der Gameten bildet, augenscheinlich in eine gewisse Beziehung zu der Kerntheilung getreten. Seine Abgrenzung wurde auf einige Kerntheilungen

---

1) Vergl. Taf. XI der Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898.

2) Von Belajeff besonders hervorgehoben in einem russisch geschriebenen Aufsatze: Ueber Centrosomen in spermatogenen Zellen, 1899, Sond.-Abz. p. 4, und jetzt auch in dem Aufsatz der Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1899, p. 202.

zurück verlegt; dadurch gewannen die Blepharoplasten Aehnlichkeit mit morphologisch und dynamisch bei der Kerntheilung mitwirkenden Centren; aus den bisherigen Beobachtungen geht aber nicht im geringsten hervor, dass sie als solche bei der Kerntheilung thätig sein sollten. Das Gegentheil lässt sich aus den vorhandenen Schilderungen weit eher entnehmen. Wenn überhaupt, so würde ihr Vergleich mit Centrosphären, wie solche bei Pilzen beobachtet sind, noch weit näher liegen, als mit echten, individualisirten Centrosomen, wie solche bei Sphacelaria, Fucus oder Dictyota etwa zu finden sind. Aber auch die Ableitung dieser Gebilde von Centrosphären hat keinerlei Wahrscheinlichkeit für sich, weil abgegrenzte Centrosphären, ebenso wie Centrosomen, den in Betracht kommenden Pflanzen abgehen. Daher die Annahme näher liegt, dass die der Hautschicht zunächst angehörenden Blepharoplasten durch ihren Eintritt in den Zellkörper centrosphärenähnliches Aussehen gewannen und als individualisirte thätige Kinoplasmamassen auch gewisse Eigenschaften erlangen mussten, die sie jetzt mit den Centrosphären teilen. So darf es uns auch nicht wundern, dass um solche activirte Kinoplasmamassen unter Umständen eine Strahlung auftritt. Stellt doch auch die Cilienbildung aus diesen Kinoplasmamassen einen ganz analogen Vorgang dar, wie das Hervorwachsen der die Hautschicht um die Ascosporen bildenden Kinoplasmastrahlen aus den Centrosphären bei Erysiphe.

Da bei den Metazoen die Mittelstücke der Spermatozoen, von denen die Axenfäden ausgehen, aus den Centrosomen der Spermatiden ihren Ursprung nehmen[1]), so decken sich

1) Vergl. die Zusammenstellung bei Flemming, Morphologie der Zelle, Bd. IX, 1898, p. 439 ff.

diese Vorgänge bei Metazoen und Pflanzen eben nicht. Ebenso wenig greifen ja auch, wie wir zu zeigen suchten, individualisirte Centrosomen bei den Metaphyten in den Kerntheilungsvorgang ein. Activirtes Kinoplasma übernimmt ihre Rolle bei der Kerntheilung, und so ist es dieses Kinoplasma auch, das, soweit als cilientragende Spermatozoen bei Pteridophyten und Phanerogamen noch erzeugt werden, diesen die Blepharoplasten liefert.

Ich leite nach alledem die Blepharoplasten der pflanzlichen Spermatiden phylogenetisch von den als verdickte Hautschichtstellen ausgebildeten Cilienträgern der Gameten ab und halte sie für morphologisch wohl definirte Gebilde. Ich habe auch auf ihre wahrscheinlichen Beziehungen zur Nucleolarsubstanz hingewiesen, aus denen sie wohl ihr Material schöpfen dürften. In diesem Sinne würde ich dann auch die Bemerkung von Alfred Fischer[1]) gelten lassen: „Man wird zu der Vermuthung gedrängt, dass das Material der ausgestossenen Nucleolen zu der Cilienbildung verwendet wird“; nur müsste ich dabei den Nachdruck auf Material legen, denn um ausgestossene Nucleolen als solche handelt es sich dabei nicht.

Sehen wir von dem Fehlen der Centrosomen bei der Cilienbildung pflanzlicher Spermatozoiden ab, so bleiben in dem Vorgang dieser Cilienbildung selbst grosse Aehnlichkeiten mit den Metazoen bestehen. An den Spermatiden von Salamandra maculosa wächst nach Meves[2]) „von dem der Zellwand anliegenden grösseren der beiden

1) Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasma, p. 271.

2) Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa, Archiv f. mikr. Anat., Bd. L, 1897, p. 115, 116.

Centralkörper ein feines Fädchen aus der Zelle hervor". „Das Fädchen stellt die erste Anlage des Axenfadens des Schwanzes dar." In den späteren Stadien [1]) „zeigt sich auf Grund verschiedener Färbungen deutlich, dass beide, Centralkörper und Axenfaden, substantiell von einander verschieden sind". Es dürfte sich daher „um einen Mitosenfaden der Zellsubstanz handeln, welcher ebenso, wie z. B. ein Polstrahl oder eine Spindelfaser der achromatischen Figur der Mitose, an den Centralkörper angeheftet ist und welcher die Substanz, auf Grund deren er wächst, um den Centralkörper herum oder vielleicht durch ihn hindurch aus der Zelle bezieht". — „So auch sollen, entgegen früheren, etwas anders lautenden Angaben [2]), die Spermatiden von Helix pomatia nach K. v. Korff [3]) sich verhalten." Er findet auf einem bestimmten Entwicklungszustande in diesen Spermatiden zwei Centrosomen (Centralkörper) vor, die eine peripherische Lage angenommen und sich so orientirt haben, dass ihre Verbindungslinie zur Zellperipherie senkrecht gerichtet ist. Von dem zu äusserst gelegenen (distalen) Centrosom geht ein feines Fädchen aus, das extracellular hervorwächst. Das Centrosom selbst wird hierauf zu einer sich schliesslich verdoppelnden Scheibe umgewandelt. Das innere (proximale) Centrosom streckt sich gleichzeitig zu einem Stäbchen, das den Kern erreicht und schliesslich sehr lang wird. Der Kern selbst

---

1) l. c. p. 117.

2) E. Godlewski jun., Ueber die Umwandlung der Spermatiden in Samenfäden bei Helix pomatia, Abh. d. Krakauer Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Abth., Ser. II, Bd. XIV, 1899, p. 231. (Polnisch.)

3) Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia, Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899, p. 295.

bildet sich zum Spermienkopf um. Ebenso giebt Meves[1]) auch für das Meerschweinchen an, dass von dem an die Zellperipherie der Spermatiden anstossenden Ende des peripheren Centrosoms (Centralkörpers) ein feines Fädchen aus der Zelle herauswächst, welches die erste Anlage des Schwanzfadens darstellt und sehr bald schon eine ganz bedeutende Länge erreicht.

Aus diesen Schilderungen geht doch wohl hervor, dass das, was bei Metazoen und Metaphyten in der Spermatozoenbildung einander entspricht, der Axenfaden beziehungweise die Axenfäden der ersteren und der Blepharoplast der letzteren sind. Sagt doch Meves von dem Axenfaden bereits ausdrücklich, dass er von dem Centrosom substantiell verschieden und einem Polstrahl oder einer Spindelfaser zu vergleichen sei. Thatsächlich lässt sich aber feststellen, dass bei den Metaphyten der cilientragende Faden sammt Cilien in dem Blepharoplasten seinen Ursprung findet.

Daraus erklärt sich aber auch der andere Unterschied beim Vorgang der Befruchtung. Während bei den Metazoen nach dem Eindringen der Spermatozoen in das Ei ein Centrosom von diesem aus nach dem Eikern zuwandert und durch Strahlungen, die es weckt, seine Existenz anzeigt, bleibt der ganze aus den Blepharoplasten hervorgegangene Apparat der Metaphyten in der Peripherie des Eies liegen, und nur der Spermakern tritt die Wanderung nach dem Eikern an. So ist es nach Shaw[2]) bei Marsilia und auch den homosporen Farnkräutern, „der Ble-

1) Ueber Structur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens, Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899, p. 345.

2) Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, p. 181.

pharoplast bleibt in dem Cytoplasma der Eizelle unfern vom Eikern liegen“. Noch auffälliger ist diese Erscheinung bei Cycadeen. Webber[1]) sah das Spermatozoid von Zamia integrifolia seinen cilientragenden Faden gleich nach Eintritt in das Ei abwerfen, und dieser Faden blieb im oberen Ende des langgestreckten Eies zurück, während der Spermakern, um zum Eikern zu gelangen, einen Weg zurücklegte, der das Vielfache seines Durchmessers beträgt.

An der centrosomatischen Natur der Gebilde, welche bei den Metazoen als Ansatzstellen für die Schwanzfäden der Spermatozoen dienen, scheint mir nach den so eingehenden Untersuchungen von Meves und Anderen schwer zu zweifeln, ebenso wenig als sich in Frage stellen lässt, dass ein durch das Spermatozoid der Metazoen in das Ei eingeführter Centralkörper dort die Strahlungen auslöst, die sich um ihn bilden. Die Bedenken, welche hier Fischer gegen diese durch so eingehende und mühevolle Forschung gewonnenen Ergebnisse äussert[2]), gehen wohl über ihr Ziel hinaus, um so mehr, als sie an die Stelle eines positiven Bestandes, der den Ausgangspunkt für weitere Forschung bildet, nur Möglichkeiten setzen, die selbst erst die Begründung verlangen, dass sie auf die angewandten Fälle wirklich passen.

Die Meves'schen Beobachtungen, dass die Schwanzfäden der Spermatosomen an den Centrosomen (Central-

---

1) Notes on the Fecundation of Zamia an the Pollen Tube Apparatus of Ginkgo, Bot. Gazette, Vol. XXIV, 1897, p. 228 und Taf. X.

2) l. c. p. 271, 260.

körpern) entspringen, veranlassten v. Lenhossék[1]) zu untersuchen, ob nicht auch die Cilien der Flimmerzellen ähnliche Beziehungen zu Centrosomen aufweisen würden. In den wimperlosen Zellen des Epithels des Nebenhodens beim Kaninchen und bei der Ratte fand v. Lenhossék je ein deutliches Doppelcentrosom; in den Flimmerzellen waren keine solchen Centrosomen vorhanden, wohl aber an der Abgangsstelle einer jeden Cilie Körperchen, welche den Centrosomen sehr ähnlich sind. Daher glaubt v. Lenhossék mit Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, dass diese Basalkörperchen Centrosomen seien und kinetische Centren für die Bewegung der Cilien darstellen. Dieselbe Ansicht äussert Henneguy[2]). Er giebt an, dass jede Samenmutterzelle von Bombyx mori vier Geisseln trage, die mittels eines Körnchens in den Zellleib eingesetzt seien. Er behauptet, dass diese Körperchen bei der Zelltheilung als Centrosomen sich bethätigen. Nicht allein an Spermien mit einem Faden, sondern auch an solchen mit vier Geisseln würde damit eine Identität der Basalkörper mit Centrosomen erwiesen sein[3]). Auch Flemming ist geneigt, dieser Deutung der Basalkörper beizupflichten, doch bleibe, meint er, noch aufzuklären, „wie eine so kolossale Vermehrung der ursprünglichen Centralkörper zustande kommt,

---

1) Ueber Flimmerzellen, Verh. d. Anat. Gesellsch. in Kiel, April 1898, p. 106. Ich halte mich hier vorwiegend an das Referat von Flemming, Morphol. der Zelle, IX, 1898, p. 438.

2) Sur les rapports des ciles vibratiles avec les centrosomes, Arch. d'Anat. micr., T. I, Avril, 1898.

3) Vergl. hierzu die Bemerkungen von Flemming in Morphol. der Zelle, IX, p. 439.

dass für jedes Wimperhaar (90 bis 110 im Nebenhodenepithel des Kaninchens) eines resultirt"[1]). Neuerdings schildert H. Hoyer[2]) für das Infusor Colpidium colpoda, als Wurzeln der Cilien, die bekannten kurzen annähernd senkrecht gegen die Pellicula gerichteten Stäbchen mit dem Bemerken, dass es sich in ihnen um die gleichen Gebilde wie die Basalkörperchen der Flimmerzellen handelt. Auf die durch v. Lenhossék und Henneguy versuchte Ableitung der letzteren von Centrosomen weist H. Hoyer nur in einer Anmerkung hin. Ihm selbst war es an den Spindeln der Mikronuclei nicht möglich, Polkörper nachzuweisen[3]), so dass wohl in diesem Falle ein Zusammenhang mit solchen schwer durchzuführen wäre. An den Schwärmsporen und Spermatozoiden der Pflanzen lassen sich die Insertionsstellen der Cilien weder auf Centrosomen zurückführen, noch mit ihnen vergleichen. Sie stellen nur sehr schwach markirte, oft kaum nachweisbare Anschwellungen vor. An pflanzlichen Spermatozoiden sind sie überhaupt als Anschwellungen noch nicht dargestellt worden[4]).

Neuerdings suchte Karl Peter[5]) auf experimentellem Wege zu erweisen, dass an den langen Flimmerzellen der

---

1) l. c. p. 439.

2) Ueber das Verhalten der Kerne bei der Conjugation des Infusors Colpidium colpoda, Archiv f. mikr. Anat., Bd. LIV, 1899, p. 101.

3) l. c. p. 108.

4) Vergl. im Besonderen die Abbildungen bei Belajeff l. c. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1898, Taf. VII, Fig. 9, 18, 19.

5) Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung, Anat. Anzeiger, Bd. XV, 1899, p. 271.

Darmschleimhaut von Anadonta das motorische Centrum in den Basalkörperchen zu suchen sei. Denn auch kernlose Stücke der Flimmerzellen zeigten lebhafte Bewegung der Cilien; es flimmerten ebenfalls isolirte Wimperorgane ohne Protoplasmareste, während abgerissene Cilien stets bewegungslos blieben. Ebenso fand Peter, dass isolirte Schwänze der Spermien von Rana esculenta sich nur bewegen können, wenn an ihrem Ende ein stark glänzendes Knöpfchen, das einem Centrosom entstammende Mittelstück des Samenkörpers, sich befindet. — Hier wäre zunächst noch an einige ältere Beobachtungen zu erinnern. Nach der Angabe von Georg Klebs[1]) sollen die sehr langen Cilien der Trachelomonas-Arten nach der Trennung vom Körper sich noch zusammenziehen und strecken, „ein Zeichen dafür, dass sie eine gewisse selbständige Bewegung besitzen". Das Abwerfen der Cilie ist hier meist eine Folge äusserer Einwirkungen, sie stellt sich bei Euglena viridis beispielsweise ein, wenn die Individuen unter Deckglas gebracht werden. Ebenso sah Bütschli[2]) bei Peridineen, im Besonderen Glenodinium, die abgelöste Geissel sich eine Minute oder ein wenig länger lebhaft bewegen. Diese Geissel rollt sich zu einem korkzieherförmigen Gebilde zusammen, bevor sie von dem Körper der Peridinee mit einem Ruck abgestossen wird. In einer Arbeit von Jacob Schilling über Süsswasser-Peridineen[3]) findet

---

1) Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, Heft II, 1883, p. 256.

2) Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca, Morphol. Jahrb., Bd. X, 1885, p. 535.

3) Die Süsswasser-Peridineen, Flora, 1891, p. 259.

sich auch die Angabe, dass die in den Ruhezustand übergehenden Glenodinien ihre Quergeissel auf einmal aus ihrer Furche hervorschleudern. Die Quergeissel bewegt sich dann auf einige Augenblicke peitschenförmig hin und her, „bis sie endlich, meist zu einem Knäuel verschlungen oder zu einem korkzieherförmigen Gewinde zusammengerollt, abgestossen wird. So schwimmt sie noch eine kurze Weile mit grosser Geschwindigkeit im Wasser umher, bis sie in Folge des inzwischen eintretenden Absterbens zur Ruhe kommt". — Alfred Fischer[1]) beobachtete das Abwerfen unveränderter Geisseln von Polytoma Uvella im Hängetropfen. Die Geissel reisst, „meist nach einem sehr kräftigen Schwunge, an ihrer Basis ab, oft einen kaum sichtbaren Stummel zurücklassend. Die abgerissene Geissel zuckt noch ein oder einige Mal und wird dann ruhig, bald gerade ausgestreckt, bald geschlungen". Auch fand Alfred Fischer[2]), dass bewegliche Bakterien während der Sporenbildung oft zu schwärmen fortfahren, wie das früher bereits Prazmowski[3]), De Bary[4]) und Ludwig Klein[5]), letzterer sogar an Sumpfbakterien mit schon reifen Sporen, constatirt hatten. Alfred Fischer[6]) sah auch plasmolysirte Bakterien lebhaft weiter

---

1) Ueber die Geisseln einiger Flagellaten, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVI, 1894, p. 213.

2) Untersuchungen über Bakterien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, p. 110.

3) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bakterienarten, 1880, p. 43.

4) Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien, 1884, p. 502.

5) Ueber einen neuen Typus der Sporenbildung bei den endosporen Bakterien, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., 1889, p. (61).

6) l. c., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, p. 74.

schwärmen. Dabei ist zu beobachten, dass bei der Plasmolyse aller Bakterien mit polaren Geisseln „der Protoplast am häufigsten sich in das geisseltragende Ende zurückzieht". Tritt er aus diesem zurück, so bleibt an der Basis der Geisseln gewöhnlich ein kleiner Rest von Protoplasma festhängen, oft so klein, dass seine Erkennung nicht leicht ist. Alfred Fischer[1]) schliesst aus allen seinen Untersuchungen, „dass die Geisseln der Bakterien, genau wie die Geisseln der Flagellaten, die Cilien der Infusorien, die Härchen der Flimmerepithelien, zwar Theile der Protoplasten sind, mit diesen aber in keinem engen morphologischen Zusammenhang stehen und auch physiologisch ziemlich selbständig sind. Die Fähigkeit der Bewegung und Contraction wohnt den Geisseln selbst inne, ebenso eine gewisse Reizbarkeit, die bald eine Beschleunigung der Bewegung, bald einen Starrezustand herbeiführt. Gleichwohl sind die Geisseln nicht vollständig unabhängig vom Protoplasten, ohne dessen Berührung die Bewegung bald erlischt. Selbst ein gewisser morphologischer Zusammenhang dürfte nach den plasmolytischen Versuchen nicht ganz ausgeschlossen sein". — Jede Bewegung abgeworfener Geisseln von Flagellaten erlischt schon nach einer oder höchstens einigen Minuten. Die Zuckungen und Schwimmbewegungen, die Geisseln sogleich nach der Ablösung noch ausführen, könnte man nach Alfred Fischer[2]) als Nachwirkungsbewegung auffassen.

Aus den Zuckungen solcher abgetrennter Geisseln von Polytoma Uvella, die am Mutterthier einen basalen Stummel zurückliessen[3]), geht wohl sicher hervor, dass gewisse Geisseln an sich, auch ohne Basalkörper, zur Bewegung

1) l. c. p. 130.

2) l. c. p. 73.

3) Alfred Fischer, l. c. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVI, p. 214.

befähigt sind. Andererseits lehrt aber der gesammte Ueberblick der Litteratur, dass die Fortdauer der Bewegung an das Vorhandensein der Insertionsstelle der Geissel gebunden ist, diese also wohl die Bewegungen dauernd auslöst.

Dass als Basalkörperchen der Geisseln thierischer Spermien Centrosomen Verwendung finden, darf, meiner Ansicht nach, als erwiesen gelten. Dass es aber nicht überall Centrosomen sind, welchen diese Aufgabe zufällt, geht wohl auch mit Bestimmtheit aus den Ergebnissen hervor, die eine Ausdehnung der Untersuchungen auf Pflanzen und Bakterien ergab. Mir erscheint nach alledem auch der Nachweis der centrosomatischen Natur der Basalkörper thierischer Flimmerzellen noch nicht erbracht, zum Mindesten sehe ich keinen zwingenden Grund zu der Annahme, dass die Basalkörperchen dort Centrosomen sein müssten.

Für die Schwärmsporen und Gameten der Algen, sowie für pflanzliche Spermatozoiden möchte ich aber functionell den ganzen Blepharoplast an Stelle der Basalkörperchen des Thierreichs setzen. Die Anschwellungen an der Basis der einzelnen Cilien sind in der That bei Schwärmsporen und Gameten zu unbedeutend, um als Basalkörperchen gelten zu können, und sie fehlen, wie schon erwähnt wurde, an der Basis der Cilien pflanzlicher Spermatozoiden, allem Anschein nach, ganz. Hingegen wiederholt sich bei Schwärmsporen, Gameten und pflanzlichen Spermatozoiden die Erscheinung, dass der Blepharoplast als gemeinsames Ganze der Insertion der Cilien dient. Um dies zu erreichen, hat er sich an den Spermatozoiden zu einem langen Faden gestreckt. So mag er die Bewegung aller vorhandenen Cilien einheitlich reguliren.

Gegen die centrosomatische Natur der Geisselinsertion bei den niederen Gewächsen liessen sich auch die Fälle anführen, wo die Cilieninsertion sammt Cilien bei der Zell-

theilung geopfert wird. Wenn aus den Schwärmern von Sphaerella (Haematococcus) Bütschlii neue Schwärmer durch Theilung hervorgehen, erhalten sie sämmtlich neue Cilienpaare, während das Cilienpaar des mütterlichen Individuums zu Grunde geht[1]). Zur Zeit des Theilungsvorganges bleiben aber die Geisseln des Mutterschwärmers in Function. Die jungen Tochterschwärmer bewegen sich bereits mehr oder weniger lebhaft in der Mutterhülle, während diese weiter umherschwimmt. Die Geisseln des Mutterschwärmers sind mit dem vordersten der vier Tochterschwärmer durch einen Fortsatz verbunden, doch hat auch dieser Tochterschwärmer bereits an seinem entgegengesetzten Ende zwei neue Geisseln aufzuweisen. Die Geisseln des Mutterschwärmers verbleiben an der Hülle, wenn sich die Tochterschwärmer aus ihr befreien, und werden sammt dieser Hülle desorganisirt[2]). — Auf ähnliche Vorgänge macht Dangeard bei Chlorogonium aufmerksam[3]). Er spricht sich ebenfalls gegen die Bedeutung des „nodule d'insertion des flagellums" als Centrosom aus und fügt hinzu: „Wollte man diesem Knötchen die Bedeutung eines Centrosoms bei Chlorogonium beilegen, so müsste man weiter zugeben, dass dieses Körperchen nach der Theilung des Kerns sichtbarer wird, was in Widerspruch zu sonstigen Erfahrungen steht; weiter würde das ein Centrosom sein, das aufgeopfert wird, da es mit der leeren Hülle des Sporangiums bei Austritt der Tochterzellen verlassen wird; andererseits wären in der Mutterzelle andere Centrosomen nöthig, um den Zelltheilungen vorzustehen."

1) F. Blochmann, Ueber eine neue Haematococcusart, Habilitationsschrift, Heidelberg 1886, p. 7.

2) l. c. p. 8.

3) Mémoire sur les Chlamydomonadinées, Le Botaniste, Sér. VI, 1898, p. 180.

In einem neuerdings erschienenen Aufsatz[1]) versucht Němec den Nachweis zu führen, dass der Zellkern in Zellen, welche ein Centrosoma nicht besitzen, letzterem „homodynam“ sei. Němec schliesst auf diese Homodynamität aus bestimmten Anordnungen des Cytoplasma um den Zellkern, die ihm den am Centrosom beobachteten Anordnungen zu entsprechen scheinen. Diese Uebereinstimmung in der Wirkungsweise von Centrosoma und Kern soll besonders in die Prophase fallen und in der Ansammlung von kinoplasmatischem Material sich äussern. Mir erscheint der von Němec versuchte Vergleich nicht zutreffend. Vor allem bietet schon die Ansammlung von Kinoplasma um die Centrosomen ein ganz anderes Bild, als diese Ansammlung um den Zellkern in centrosomenfreien Zellen. Um Centrosomen ist sie streng radial und weist deutlich auf das Centrosom als Centrum hin, um einen Zellkern in centrosomenfreien Zellen dominirt zunächst jene Anordnung des Kinoplasma, die zum Vergleich seiner Fasern mit einem Filz geführt hat. Sie weist in keiner Weise auf den Kern als Centrum hin, und noch weniger vermag der Kern weiter als Centrum für die sich bildenden Spindelpole zu gelten. Da liegt es doch näher, nach Actionscentren dort zu suchen, wo die Spindelfasern convergiren, sie an den Polen somit zu vermuthen und nicht in dem zwischen den Polen liegenden Kern. Das, was in solchen Fällen dem Beobachter fehlt und wonach er sucht, sind individualisirte Centren an den Stellen, von welchen die Spindelfasern ausstrahlen; der Kern kann ihm das Fehlen der Centren dort nicht ersetzen.

---

1) Ueber das Centrosoma der thierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen, Anatomischer Anzeiger, Bd. XIV, 1898, p. 569.

In seiner Abhandlung über Actinosphaerium sucht R. Hertwig von Neuem zu begründen[1]), dass bei den Protozoen „Formen der Karyokinese vorkommen, die zwischen den typischen Kerntheilungen der vielzelligen Pflanzen und Thiere und der directen Kerntheilung oder Kerndurchschnürung, wie sie bei den Protozoen die Regel bilden, vermitteln und einen allmählichen Uebergang von dem einen zu dem anderen herstellen". Als eine Consequenz dieser Anschauung ergebe sich, dass „man von den einfachen Verhältnissen der Protozoen ausgehen müsse, wenn man die complicirteren Vorgänge der vielzelligen Organismen verstehen will". So wendet sich R. Hertwig gegen diejenigen Forscher, welche die Karyokinese der Protozoen als besondere, aus den Lebensbedingungen dieser Organismen sich ergebende Vorgänge auffassen, als auch gegen solche, welche diese Karyokinese dem Schema der Metazoen anpassen möchten. Ich hebe hier noch die folgende Stelle aus R. Hertwig's Abhandlung hervor[2]): „Wir sind somit jetzt in der Lage, zwischen den einfachsten Formen der Kerndurchschnürung (directe Kerntheilung) und den complicirtesten Vorgängen der Karyokinese alle Uebergänge festzustellen und damit den sicheren Nachweis zu führen, dass zwischen directer und indirecter Kerntheilung keine Grenze existirt, dass die Kerntheilung ein einheitlicher Vorgang ist, der uns in der Organismenwelt nur auf verschiedenen Stufen der Ausbildung entgegentritt. Als Ausgangspunkt haben wir die Fälle zu betrachten, in denen das achromatische Kernnetz eine Durchschnürung des Kerns herbeiführt, ohne eine polare Orientirung und dementsprechende Faserung anzunehmen. Eine zweite Stufe wäre durch Kerne gegeben,

---

1) l. c. p. 633.
2) l. c. p. 689.

bei denen die Längsfaserung des Kernnetzes die Theilung begleitet, eine dritte durch Kerne, bei denen die Spindelfasern an den Polen durch homogene, in ihrem richtenden Einfluss die Centrosomen ersetzende Platten vereinigt werden. Von jetzt aber werden die Beziehungen zum Protoplasma enger geknüpft. Es bilden sich die Plasmakegel, die protoplasmatischen Theile der Spindel, es entstehen Centrosomen, welche Plasmastrahlung auslösen. Schliesslich schwindet der Unterschied zwischen nucleärer und plasmatischer Spindel. Kern- und Zelltheilung werden damit innig in einander verwobene Processe."

Mit etwas anderer Begründung ist Gary N. Calkins neuerdings für ähnliche Vorstellungen eingetreten [1]). Er stellt die fortschreitenden Uebergänge zusammen, die von den Kernen der Protozoen zu denen der Metazoen führen und fasst seine Auffassung in dem Satz zusammen: Die Nuclei der Metazoen und der Protozoen können nicht genau homologisirt werden, doch es lässt sich zeigen, dass eine vermittelnde Serie von Zwischenformen sie verbindet."

Dieselbe Auffassung vertritt auch eine noch recentere Arbeit von René Sand, die in dem Bulletin der belgischen Gesellschaft für Mikroskopie soeben erschien [2]). Sie bringt eine sehr sorgfältige Zusammenstellung der an den Protozoen beobachteten Kerntheilungsvorgänge mit Hinweis auf den fortschreitenden Entwicklungsgang.

In der That kann man heute, wo eine grössere Zahl niederer Pflanzen und Thiere auf Kerntheilung untersucht worden ist, sich den eben entwickelten Vorstellungen nicht

1) The phylogenetic Significance of certain Protozoan Nuclei. Annals N. Y. Acad. Sci., IX, No. 16, 1898, p. 379.

2) Esquisse de l'évolution de la division nucléaire chez les êtres vivants. Genannte Zeitschrift, 25. Jahrgang, 1898—99, erschienen Juli 1899, p. 45.

mehr verschliessen. Die fortschreitende Serie der Entwicklung wird sich der Einzelne wohl verschieden construiren, doch kaum noch in Abrede stellen können, dass sie von einfachen Durchschnürungen aufwärts zu den Vorgängen bei den höheren Pflanzen und Thieren führt. Im Uebrigen vollzog sich dieser phylogenetische Entwicklungsvorgang so wie in anderen Fällen, er folgte nicht einer geraden Linie, sondern verzweigte sich innerhalb aller durch innere Anlagen ermöglichten Bahnen. Mit Bestimmtheit scheint mir ein Ueberblick des ganzen Gebiets dabei zu ergeben, dass die Uebereinstimmungen, welche die Karyokinese der höheren Pflanzen und der höheren Thiere bietet, nicht auf Homologien, d. h. auf der Uebereinstimmung der Vorgänge bei gemeinsamen Vorfahren beruht, sondern nur auf Analogien, d. h. auf übereinstimmende Auslösungen, welche auf einer gewissen Stufe der phylogenetischen Entwicklung an der lebendigen Substanz sich vollzogen. Die gewonnene Höhe der Organisation des Protoplasten schuf die Bedingungen, welche den Eintritt bestimmter Gestaltungsvorgänge veranlassten. So allein ist zu begreifen, dass nicht nur die Vorgänge der typischen Karyokinese, sondern auch der Befruchtung und, wie sich nunmehr zeigt, auch der auf die numerische Reduction der Chromosomen folgenden atypischen Kerntheilungen bei Metaphyten und Metazoen in so ähnlicher Weise sich vollziehen.

Dabei bestehen aber auch Unterschiede, wie sie eben die unabhängige Ausbildung unter verschiedenen Bedingungen mit sich bringt. Daher ist nicht zu verlangen, dass in allen Punkten Uebereinstimmung herrsche, dass diese unter Anderem sich auch auf das Eingreifen individualisirter Centrosomen in den Kerntheilungsvorgang und in die Spermatogenese erstrecke.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—37. Lilium Martagon, Pollenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure; Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 1—36. Erster Theilungsschritt.

Fig. 1. Ein längsgespaltenes Mutterchromosom, gleich nach seiner Sonderung aus dem Knäuel.

Fig. 2 und 3. Annähernd gleich junge Zustände wie in 1.

Fig. 4—9. Fortschreitende Kürzung der Tochterchromosomen, zugleich die verschiedene Art ihres Zusammenhanges, beziehungsweise ihrer Trennung und die hierdurch veranlassten Figuren zeigend.

Fig. 10—15. Der Einreihung in die Kernplatte vorausgehende Zustände.

Fig. 16. Gewohnte Art der Befestigung an der Kernspindel.

Fig. 17 a und b. Zwei Elemente aus derselben Kernplatte in Polansicht.

Fig. 18—29. Verschiedene Modificationen in der Ausgestaltung der Kernplattenelemente und Befestigung an der Kernspindel. Die Figuren 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25 b, 29 in Seitenansicht, die Figuren 25 a, 26, 27, 28 in Frontansicht.

Fig. 30. In Frontansicht, den Beginn einer Längsspaltung an der einen Seite zeigend.

Fig. 31—36. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen ungewöhnlich gestalteter Mutterchromosomen, und die zweite Längsspaltung der Tochterchromosomen. Fig. 31, 32, 33, 34 in Seitenansicht, Fig. 35 und 36 in Frontansicht.

Fig. 37. Zweiter Theilungsschritt, die Beförderung der schleifenförmigen Tochterchromosomen, die an der Umbiegungsstelle von den Zugfasern erfasst worden sind und deren Schenkel sich mehr oder weniger an einander legten, nach der Aequatorialebene.

Fig. 38—64 Iris,

und zwar Fig. 38—39 und 41—62 Pollenmutterzellen von Iris squalens, Fig. 40 Pollenmutterzellen von Iris Pseud-Acorus, Fig. 63 und 64 Zellen der Antherenwandung von Iris squalens.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure; Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 38—49. Erster Theilungsschritt.

Fig. 38. Mutterkern kurz vor der Anlage der Kernspindel.

Fig. 39. Zur Zeit der multipolaren Spindelanlage.

Fig. 40. Kernspindel von Iris Pseud-Acorus.

Fig. 41. Kernspindel von Iris squalens.

Fig. 42 a—h. Chromosompaare, verschiedenen Kernspindeln entnommen.

Fig. 43—46. Auseinanderweichende Tochterchromosomen.

Fig. 47. Tochterkernanlage.

Fig. 48 und 49. Weitere Ausbildung der Tochterkerne.

Fig. 50—62. Zweiter Theilungschritt.

Fig. 50—55. Reconstruirung der Tochterschleifen, ihre Durchbrechung an der Umbiegungsstelle und verschiedene Lagerung der Enkelchromosompaare.

Fig. 56. Auftreten der Spindelfasern in den peripherischen Theilen des Kerns.

Fig. 57—59. Beförderung der Enkelchromosompaare nach der Aequatorialebene.

Fig. 60. Fertige Kernspindel des Tochterkerns.

Tafel II.

Fig. 61. Tochterkernplatte in der Polansicht.

Fig. 62. Beginnendes Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 63. Kernspindel aus einer meristematischen Zelle der Antherenwandung.

Fig. 64. Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen in einer ebensolchen Zelle.

Fig. 65—71. Hemerocallis fulva, Pollenmutterzellen.

Fixirung und Färbung wie an dem vorausgegangenen Object.
Vergr. 1500.

Fig. 65. Kernspindel mit fertiger Kernplatte des ersten Theilungsschrittes.

Fig. 66. Tochterchromosom mit vollzogener Längsspaltung an dem einen Spindelpol, in schräger Polansicht.

Fig. 67. Tochterkernanlage.

Fig. 68. Aelterer Tochterkern.

Fig. 69 und 70. Enkelchromosompaare in den Prophasen der zweiten Theilung. In 69 der Kern in Seitenansicht, in 70 in Frontansicht.

Fig. 71. Kernspindel und fertige Kernplatte des zweiten Theilungsschrittes.

Fig. 72—82. Funkia Sieboldiana, Pollenmutterzellen.

Fixirung zum Theil mit Chrom-Osmium-Essigsäure, zum Theil mit Sublimat-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange.
Vergr. 1500.

Fig. 72. Mutterchromosomen kurz vor Anlage der ersten Kernspindel.

Fig. 73. Kernplatte des Mutterkerns in Polansicht.

Fig. 74. Tochterchromosom, längsgespalten an den Spindelpolen.

Fig. 75, 76. Wiederauftreten der Enkelchromosompaare in den Prophasen des zweiten Theilungsschrittes.

Fig. 77, 78. Einreihung der Enkelchromosompaare in die Kernplatte des Tochterkerns.

Fig. 79. 80. Tochterkernplatten in Seitenansicht.

Fig. 81. Tochterkernplatte in Polansicht.

Fig. 82. Beginnendes Auseinanderweichen der Enkelchromosomen.

Fig. 83—104. Tradescantia virginica, Pollenmutterzellen.

Fixirung zum Theil mit Chrom-Osmium-Essigsäure, zum Theil mit Sublimat-Essigsäure, zum Theil mit Pikrin-Chromsäure, zum Theil mit Platinchlorid. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 83—98. Erster Theilungsschritt.

Fig. 83. Mutterchromosomen gleich nach dem Hervortreten aus dem Knäuelstadium, mit bereits theilweise getrennten Längshälften.

Fig. 84 und 85. Die Contraction der Tochterchromosomen und die Reifenbildung zeigend.

Fig. 86 und 87. Theilweise Durchbrechung der Reifen bei beginnender Spindelanlage und Bildung zusammenhängender Schnüre aus den geöffneten und den geschlossenen Reifen.

Fig. 88. Fertigstellung der Spindel und der Kernplatte.

Fig. 90. Beginnendes Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 91—95. Längsspaltung der Tochterchromosomen und zwar Fig. 91, 92, 94 in Seitenansicht, Fig. 93 und 95 in schräger Aequatorialansicht.

Fig. 96. Theil einer Tochterkernanlage in Polansicht.

Tafel III.

Fig. 97. Tochterkernanlage zu Beginn der Verschmelzung der Chromosomschenkel von der Seite.

Fig. 98. Aehnlicher Zustand in Polansicht.

Fig. 99. Aelterer Tochterkern in Seitenansicht.

Fig. 100—110. Zweiter Theilungsschritt.

Fig. 100. Beginn der Prophasen in Polansicht.

Fig. 101. Sonderung der Enkelchromosompaare aus dem Knäuel.

Fig. 102. Verschiedenartige Trennung der Enkelchromosomen.

Fig. 103. Fertigstellung der Kernplatte eines Tochterkerns.

Fig. 104. Auseinanderweichen der Enkelchromosomen.

Fig. 105—137. Podophyllum peltatum, Pollenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 105—130. Erster Theilungsschritt.

Fig. 105—112. Aufeinander folgende Stadien der aus der Längsspaltung der Mutterchromosomen hervorgegangenen Tochterchromosompaare, die gegenseitige Beziehung der Tochterchromosomen im Paar und ihre allmähliche Verkürzung zeigend.

Fig. 113—117. Die gegenseitige Lage der Tochterchromosomen in den Paaren und ihr dadurch bedingtes Aussehen, während der Anlage der Kernspindel.

Fig. 118—124. Der fertigen Kernspindel entnommene Chromosompaare.

Fig. 125. Kernspindel mit auseinandergezogenen Tochterchromosomen.

Fig. 126. Beginnendes Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 127—129. Längsspaltung der Tochterchromosomen. Fig. 127 in schräger Polansicht, Fig. 128 in schräger Aequatorialansicht, Fig. 129 in Seitenansicht.

Fig. 130. Tochterkernanlage während der Verschmelzung der Schenkelenden der Chromosomen.

Fig. 131—137. Zweiter Theilungsschritt.

Fig. 131. Sonderung der von Enkelchromosompaaren gebildeten Schleifen aus dem Tochterknäuel.

Fig. 132 und 133. Einreihung der Schleifen in die Kernplatte.

Fig. 134—137. Verschiedenes Verhalten der Enkelchromosompaare.

Fig. 138—142. Allium fistulosum, Pollenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure und mit Sublimat-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 138—140. Spindel und Spindeltheile mit Tochterchromosompaaren des ersten Theilungsschrittes.

Fig. 141. Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen.

Fig. 142. Längsgespaltene Tochterchromosomen in der Nähe der Spindelpole.

Fig. 143—147. Allium fallax, Pollenmutterzellen.

Fixirung und Färbung wie im vorausgehenden Falle. Vergr. 1500.

Fig. 143—145. Tochterchromosompaare, der ersten Spindel entnommen.

Fig. 146. Auseinanderweichen und Längsspaltung der Tochterchromosomen.

Fig. 147. Die gespaltenen Tochterchromosomen am Spindelpol in schräger Aequatorialansicht.

Fig. 148—155. Larix europaea, Pollenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 148 und 149 a und b. Tochterchromosompaare, den auf einander folgenden Längsschnitten einer und derselben ersten Kernspindel, zu Beginn des Auseinanderweichens, entnommen, die beginnende Längsspaltung zeigend.

Fig. 150. Erste Kernspindel mit etwas abweichend gestalteten Chromosompaaren.

Fig. 151. Auseinanderweichende Tochterchromosomen nach vollzogener Längsspaltung.

Fig. 152. Ebensolche Tochterchromosomen in der Nähe der Spindelpole.

Fig. 153. Spindelanlage im Tochterkern. Paarlinge der Enkelchromosomen verschiedene Figuren bildend.

Fig. 154. Die zweite Spindel mit annähernd fertiggestellter Kernplatte.

Fig. 155. Ein Pol der primären Spindel, um deren Insertion zu zeigen.

Fig. 156—172. Nymphaea alba, Pollenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure, mit Chromsäure-Eisenchlorid-Essigsäure oder mit Essigsäure-Alcohol. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange und mit Säurefuchsin-Orange-Methylgrün. Vergr. der Fig. 156, 162—164 375, der übrigen 1500.

Fig. 156—165. Erster Theilungsschritt.

Fig. 156. Pollenmutterzelle. Im Mutterkern die an der Wandung vertheilten Chromosomen.

Fig. 157. Mutterkern wie in voriger Figur, bei wechselnder Einstellung gezeichnet.

Fig. 158. Eine mehrpolige Spindelanlage.

Tafel IV.

Fig. 159. Eine mehrpolige Spindelanlage.

Fig. 160. Fertige Kernspindel.

Fig. 161. Kernplatte in Polansicht.

Fig. 162. Pollenmutterzelle mit Kernspindel.

Fig. 163 und 164. Pollenmutterzellen mit Tochterkernanlage.

Fig. 165—172. Zweiter Theilungsschritt.

Fig. 165. Tochterkern mit den Enkelchromosompaarlingen an der Wandung.

Fig. 166. Fertige Kernspindel.

Fig. 167. Kernspindel in Polansicht.

Fig. 168—172. Auseinanderweichende Enkelchromosomen und Anlage der Enkelkerne.

Fig. 173—182. Osmunda regalis, Sporenmutterzellen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 173. Längsgespaltenes Mutterchromosom alsbald nach seiner Befreiung aus dem Knäuel.

Fig. 174 und 175. Verkürzung und Trennung der Tochterchromosomen.

Fig. 176. Mutterkern mit an der Wandung vertheilten Paarlingen.

Fig. 177. Ein Paarling, die Vorbereitung zur zweiten Längsspaltung in den Tochterchromosomen zeigend.

Fig. 178. Anlage der vielpoligen Kernspindel.

Fig. 179. Fertige Spindel mit Kernplatte.

Fig. 180. Längsgespaltene Tochterchromosomen auf der Wanderung nach dem Pol in schräger Aequatorialansicht.

Fig. 181. Beförderung der von je zwei Enkelchromosomen gebildeten Schleifen nach der Aequatorialebene des Tochterkerns.

Fig. 182. Fertige Spindel mit Kernplatte des Tochterkerns.

Fig. 183—188. Lilium Martagon, Meristem der Samenanlagen.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 183. Kern in den Prophasen zu Beginn der Spindelbildung.

Fig. 184. Aehnlicher Kern mit ungewöhnlich stark äquatorwärts zurückgezogenen Chromosomen.

Fig. 185. Weiter fortgeschrittene Prophase.

Fig. 186 und 187. Einordnung der Chromosomen in die Kernplatte.

Fig. 188. Beginn der Metaphase. Trennung der Schwesterchromosomen.

Fig. 189 und 190. Leucojum aestivum, Wandbeleg des Embryosackes.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure. Färbung mit Safranin. Vergr. 1500.

Fig. 189. Beginn der Metaphase; Trennung der Tochtersegmente. Die Spindelfasern waren nicht gefärbt und sind in das Bild nicht eingetragen worden.

Fig. 190. Ende der Metaphase. Die Tochterchromosomen an dem einen Spindelpol, ein Theil der Chromosomenschenkel ragt über den Pol hinaus.

Fig. 191—195. Vicia Faba, Meristem der Wurzelspitze.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure oder Chromsäure-Eisenchlorid-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 191. Kern aus der innersten Wurzelspitze zu Beginn der Prophasen. Anlage der Polkappen.

Fig. 192. Anlage der Spindelfasern in den Polkappen.

Fig. 193. Auflösung der Kernwandung, Ausbildung der Kernspindel.

Fig. 194. Spindelanlage in den Polkappen in einer etwas älteren, gestreckten Zelle des Centralcylinders.

Fig. 195. Beginn der Metaphase. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen.

Fig. 196. Vaucheria sessilis, Theil einer Schwärmspore.

Fixirung mit Chrom-Osmium-Essigsäure und mit Chromsäure-Eisenchlorid-Essigsäure. Färbung mit Safranin-Gentianaviolett-Orange. Vergr. 1500.

Fig. 196. Theil einer Schwärmspore, Oberfläche der einen Seite nicht weit vom vorderen Ende. Die dunkler gehaltenen Körper sind Chlorophyllkörner.

Fig. 197 und 198. Cladophora laetevirens, Schwärmsporen.

Fixirung und Färbung wie im vorausgehenden Falle. Vergr. 1500.

Fig. 197 und 198. Schwärmsporen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 1990


1.
2.
3.
4.
5.
13.
14.
15.
16.
17a
17b
24.
25a
25b
26.
27.
28.
29
36.
37.
38.
39.
43.
44.
45.
46.
47.
48.
49
50.
51.
52.

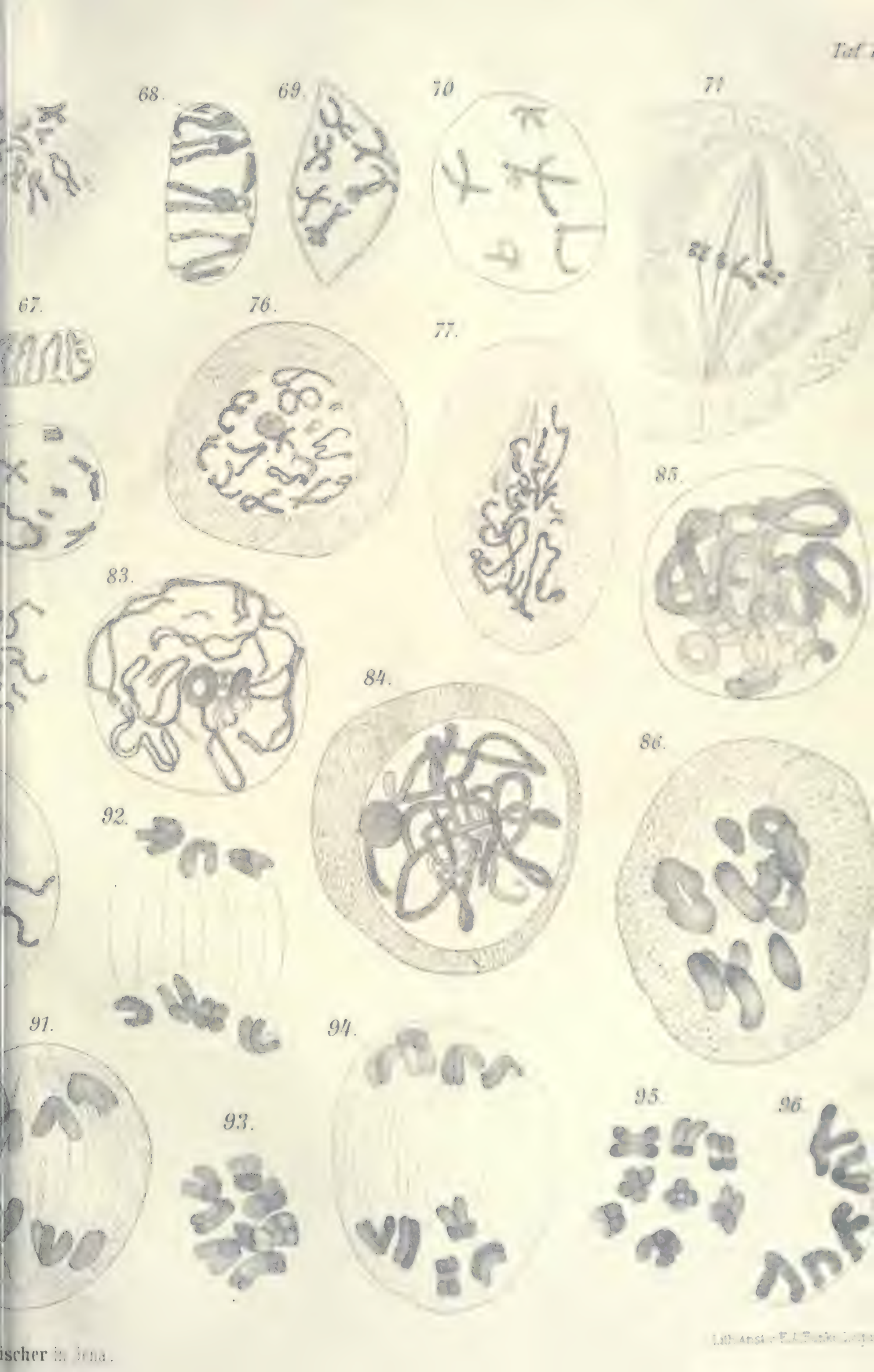

7.
8.
9.
10
11
12
17
18.
19
20
21
22.
23
30
31.
32
33
34
35
40
41
42
53.
54.
55.
56
57.
58
59
60

scher



E. Strasburger del.

Verlag von Gus



ischer in Jena.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

97. 98. 99. 100. 101.

115. 110. 116. 111. 112. 114. 113. 109. 127. 129. 126. 128. 125.

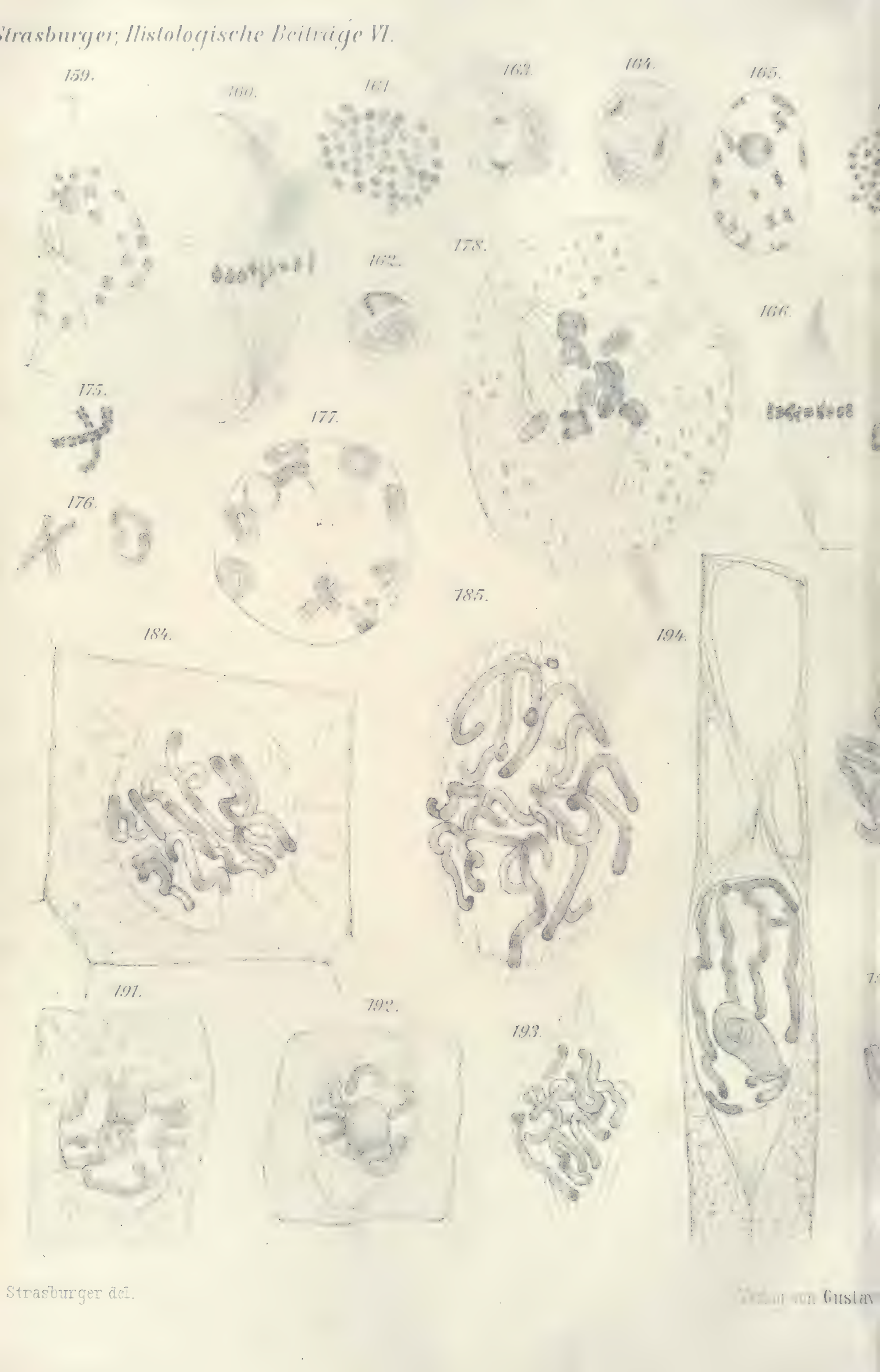
144. 139. 140. 143. 138. 145. 142. 141.

135. 136. 137. 150. 149^b 151. 148. 149^a

E. Strasburger del.

Verlag von Gustav F


102.
103.
104.
105.
108.
117.
118.
119.
120.
122.
123.
121.
130.
131.
133.
132.
155.
152.
147.
154.
157.



Strasburger del.

Verlag von Gustav


Taf. IV.
168.
169.
170.
180.
181.
182.
187.
188.
189.
190.
196.
197.
198.

